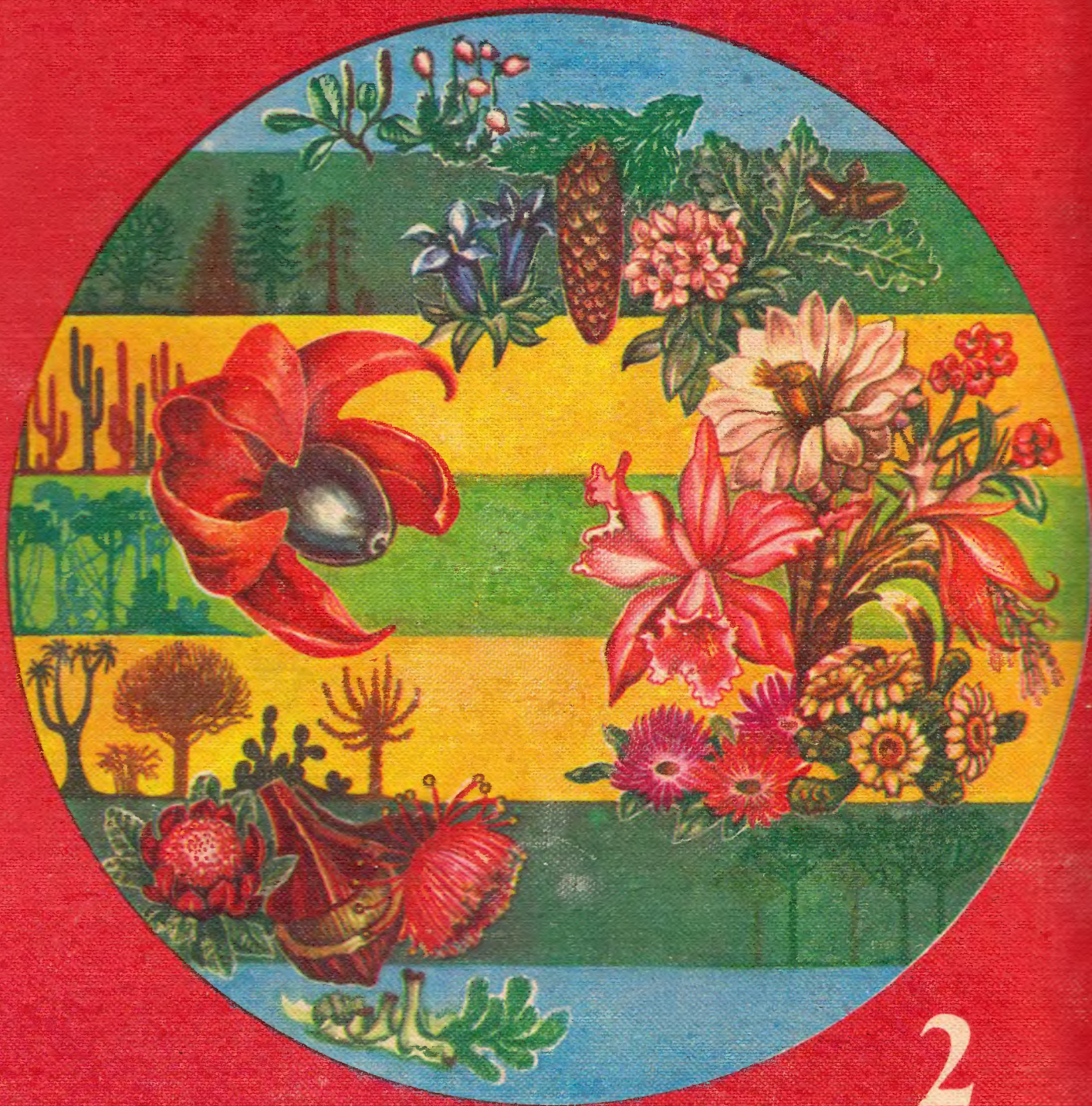


# РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР ЗЕМЛИ

РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР ЗЕМЛИ









# Pflanzenwelt der Erde

Von einem Autorenkollektiv  
unter Leitung von Prof. Dr. Franz Fukarek

Urania—Verlag  
Leipzig—Jena—Berlin, 1979



# РАСТИТЕЛЬНОЙ МИР ЗЕМЛИ

под редакцией Ф. ФУКАРЕКА

В двух томах

2

Перевод с немецкого  
канд. биол. наук. А. Н. СЛАДКОВА

МОСКВА «МИР» 1982



**ББК 28.58**  
**Р 24**  
**УДК 581.5**

**Авторы: Ф. Фукарек, В. Хемпель, Г. Хюбель,  
Р. Шустер, М. Сукков**

**Р 24** Растительный мир Земли: Пер. с нем./Под ред. Ф. Фукарека; Перевод и предисл. Сладкова А. Н. — М.: Мир, 1982. — Т. 2. — 184 с., ил.

Коллективный труд ученых-ботаников из ГДР, продолжающий серию книг о природе Земли.

В русском переводе книга выпускается в двух томах. Второй том посвящен растительности пустынь и полупустынь, лесов, высокогорий и арктической тундры. Там же рассказывается о растительном мире Мирового океана.

Книга богато иллюстрирована цветными фотографиями, рисунками, схемами и картами.

Рассчитана на читателей, интересующихся природой родной планеты.

**21006—179**

P ————— **158—82, ч. 1      2004000000      ББК 28.58**

**041(01)—82                                  581.5**

*Редакция научно-популярной  
и научно-фантастической литературы*

ФРАНЦ ФУКАРЕК, ВЕРНЕР ХЕМПЕЛЬ, ГЕЛЬМУТ  
ХЮБЕЛЬ, РОЛАНД ШУСТЕР, МИХАЭЛЬ СУККОВ

Растительный мир Земли, т. 2

Ст. научный редактор И. Я. Хидекель  
Мл. научный редактор Л. И. Леонова  
Художник А. Ф. Сергеев  
Художественный редактор Л. Е. Безручнов  
Технический редактор Н. Б. Панфилова  
Корректор К. Л. Водяницкая

ИБ № 3099

Сдано в набор 08.07.81. Подписано к печати 23.02.82.  
Формат 84 × 100<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная № 1.  
Гарнитура гаймс. Печать офсетная.  
Объем 5,75 бум. л. Усл. печ. л. 17,94. Усл. кр.-отт. 73,27.  
Уч.-изд. л. 23,74. Изд. № 12/1934.  
Тираж 100 000 экз. Зак. 471. Цена 3 р. 20 к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»  
Москва, 1-й Рижский пер., 2.

Ярославский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома при Государственном  
комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.  
150014, Ярославль, ул. Свободы, 97.

© Urania-Verlag Leipzig—Jena—Berlin, 1. Aufl., 1979

© Перевод на русский язык, «Мир», 1982



# Зона полупустынь и пустынь

«Чем дальше продвигаешься на юг, тем скуднее становится травянистый покров. Степь постепенно переходит в огромный пояс пустынь, который тянется через всю Центральную Азию с запада на восток. Неоднократно пересекаешь низкие горные гряды, а между ними снова лежат бесконечные пространства ровных песчаных и каменистых пустынь, где целыми днями не увидишь ни антилопы, ни какого-либо другого животного. Безводной и голой выглядит эта местность, покрытая камнями и щебнем, а местами песком или лёссовидными суглинками. Лишь на склонах холмов, по краям солончаков и барханов и вдоль пересохших русел дождевых промоин растут немногочисленные злаки и уродливые кустарники. Низкие колючие кусты упорно борются со смертоносным песком, который скапливается вокруг них и грозит засыпать. Эти небольшие песчаные холмики, из которых торчат колючие ветви, подобны гигантским ежам с растопыренными иглами.

За последними восточными горными отрогами Гобийского Алтая господствует песчаная пустыня. Только сучковатые, словно мертвые, стволы саксаула тут и там торчат из почвы»<sup>1</sup>.

«Целыми днями идешь среди бесконечного песчаного моря: бархан за барханом, словно гигантские волны, встают перед глазами усталого путника, открывая короткие, желтые горизонты. Даже поднявшись на более высокую вершину, ничего не видишь — все песок, песок и песок. Животной жизни также не видно и не слышно; слышится только тяжелое, учащенное дыхание верблюдов да шорох их широких лап. Красивой гигантской змеей извивается по пескам верблюжий караван, то поднимаясь на гребни барханов, то погружаясь между их капризных скатов...»<sup>2</sup>

Приведенные описания принадлежат известному русскому исследователю Центральной Азии П. К. Козлову, который в конце прошлого столетия пересек пустыню Гоби. Но Гоби — лишь одна из областей зоны пустынь, охватывающей весь земной шар.

<sup>1</sup> К сожалению, эту часть цитаты идентифицировать не удалось.

<sup>2</sup> Козлов П. К. Монголия и Кам, ч. 1, 1905, с. 126.

**Географическое положение.** Зона полупустынь и пустынь хорошо представлена главным образом в северном полушарии, где она простирается между 15 и 50° с. ш. в виде пояса, в разных местах имеющего неодинаковую ширину. Зона занимает свыше четверти всей поверхности суши Земли. Различают субтропические жаркие пустыни и полупустыни и умеренно жаркие, но холодные зимой. Первые доходят до 30—35° с. и ю. ш. Их северная граница совпадает с северной границей возделывания финиковой пальмы. Пустыни и в первую очередь полупустыни — обширные переходные области к настоящим пустыням — постепенно сменяются самыми разными растительными сообществами. В сторону экватора от субтропических пустынь и полупустынь находятся сообщества тропических саванн, колючекустарниковых степей, колючих редколесий и сообщества тропических злаков, а в стороны полюсов — области с зимним влажным периодом, для которых характерны сообщества жестколистных растений и субтропические зимнезеленые степи. Умеренно жаркие, но холодные в зимнее время года пустыни и полупустыни (опустыненные степи) граничат главным образом со степями, также холодными зимой.

Назовем важнейшие субтропические пустыни и полупустыни северного полушария: североафриканско-аравийские пустыни (из которых одна Сахара занимает площадь, лишь немногим уступающую площади всей Европы), пустыни иранско-пакистанско-индийского региона (Деште-Лут и Тхар), а также пустыни и полупустыни юго-запада Северной и Центральной Америки (пустыня Сонора). В южном полушарии: чилийско-перуанская прибрежная пустыня Южной Америки, прибрежная пустыня Намиб, пустыня Калахари и полупустыня Карру на юго-западе Африки, а также полупустыни Центральной и Южной Австралии. К холодным зимой засушливым регионам средних широт Азии относятся среднеазиатские пустыни и полупустыни Ирано-Туранской пустынной области (Северный Иран, Арало-Каспийская низменность с пустынями Каракум и Кызылкум), Казахстанско-Джунгарская область полупустынь с Голодной степью (Казахстан от нижней Волги и далее на восток через территории, прилегающие к Аральскому морю, до озера Балхаш), центральноазиатская пустынная область Монголии и



северного Китая (пустыни Гоби, Такла-Макан, Бэйшань, Алашань, Ордос и Цайдам), а также холодные высокогорные пустыни Тибета (холодные пустыни). В Северной Америке холодная зимой полупустыня находится в районе нагорья Большой Бассейн между Скалистыми горами и хребтом Сьерра-Невада. И наконец, в южном полушарии холодная зимой полупустыня расположена в Аргентине; это обширная патагонская кустарничковая полупустыня, занимающая бедные осадками территории (к западу от них находятся Анды).

**Климат и почвы.** Пустыни и полупустыни характерны для аридных областей земного шара. Последние отличаются от других областей незначительным количеством выпадающих осадков и сильным испарением влаги: здесь количество влаги, испаряющейся с открытой водной поверхности в течение года, превышает годовое количество осадков, выпадающих на такую же площадь. В областях с аридным климатом из-за преобладания восходящего тока почвенных вод часто происходит засоление почв (засоленные почвы). Часто встречаются и бессточные озера и русла временных (пересыхающих) водотоков. В пустынях и полупустынях можно встретить также довольно крупные реки, но истоки их находятся вне аридных зон. Они нередко впадают в бессточные озера. Следовательно, полупустыни и пустыни — это самоосушающиеся территории, не имеющие поверхностного стока вод.

Климат их очень различен. Прежде всего, как мы уже говорили, по температурному режиму они делятся на жаркие субтропические и умеренно жаркие, но с холодными зимами, а также холодные высокогорные пустыни и полупустыни. По количеству выпадающих осадков они также очень различны: от крайне аридных областей, где дождей совсем нет или они чрезвычайно редки и нерегулярны, до аридных районов с летним периодом дождей и зимней засухой или, наоборот, с дождливой зимой и засушливым летом; встречаются области с двумя короткими влажными периодами и такие, увлажнение которых происходит почти исключительно туманами.

Существование бедных осадками районов, особенно характерных для зоны субтропиков, объясняется наличием в них более или менее постоянных областей высокого атмосферного давления; нисходящие потоки воздушных масс рассеивают облака, и поэтому происходит иссушение. Весь год дуют сухие пассаты. Этот зависящий в основном от циркуляции воздуха субтропический пояс сухих областей, находящихся в западных частях материков (Нижняя Калифорния и запад Южной Америки, Сахара и юго-запад Африки, а также Юго-Западная Австра-

лия) за высокими, задерживающими осадки горами, заходит далеко в умеренные широты, например в Большой Бассейн американских Скалистых гор, в закрытую Андами Патагонию, а также в окруженные высокими горными хребтами пустынные и полупустынные центральноазиатские районы.

Небо над пустынями и полупустынями почти всегда безоблачно, что приводит к чрезвычайно резким колебаниям температуры в течение суток. Так, в полдень припочвенные слои воздуха могут прогреваться до 60°C и выше, а ночью температура может опускаться до нескольких градусов выше нуля, суточные колебания температуры в 40—50°C здесь не редкость.

В определении характера растительного покрова районов, где осадков выпадает крайне мало, наряду с макроклиматом существенную роль играет и микроклимат, зависящий от особенностей рельефа местности. Различия рельефа, а также почв и почвообразующих пород обуславливают значительное разнообразие растительных сообществ одной и той же пустыни или полупустыни. А поскольку вода здесь оказывается фактором, ограничивающим развитие растительного покрова, в этой зоне наряду с особенностями рельефа не менее важна способность почв лучше или хуже удерживать влагу.

Водный режим некоторых почв аридных регионов прямо противоположен режиму таких же почв гумидных областей средних широт, где выпадает много осадков. Там самыми сырыми оказываются глинистые почвы, обладающие наибольшей способностью удерживать воду (плёночная вода), а самыми сухими — песчаные и каменистые почвы. В аридных же областях скудные осадки никогда не увлажняют почвы на всю их глубину и не насыщают их водой, поэтому у глинистых и лёссовых почв сразу после дождей влажными становятся лишь поверхностные слои. Последующее интенсивное испарение влаги способствует быстрому высыханию верхнего почвенного слоя и появлению в нем трещин в результате усадки, тогда как песчаные почвы, внутри которых вода легко просачивается, накапливают много почвенной влаги. Крупные поры между частицами почвы разделяют заполненные водой почвенные капилляры, поэтому высыхает только самый верхний слой, основная же масса дождевой воды остается внутри почвы. В каменистых почвах дождевая вода просачивается в трещины, заполненные тонкими почвенными частицами, где испарение минимально, а условия для сохранения влаги благоприятны. Едва ли следует удивляться тому, что в аридных районах на глинистых местообитаниях растений почти нет, в то время как на ровных песчаных существуют травянистые или кустарничковые растительные сообщества, а на каменистых местообитаниях часто вы-



растают даже деревья. Вот почему в пустынях и полупустынях, даже там, где осадков крайне мало, во многих местах все же развиваются растения, однако сомкнутого растительного покрова там нет. В сухих долинах песчаных пустынь существуют благоприятные условия для развития растений, так как грунтовые воды находятся на относительно небольшой глубине. Здесь для произрастания растений оптимальные условия имеются у мест выхода на поверхность пресной воды, то есть вблизи источников; такие места называют оазисами.

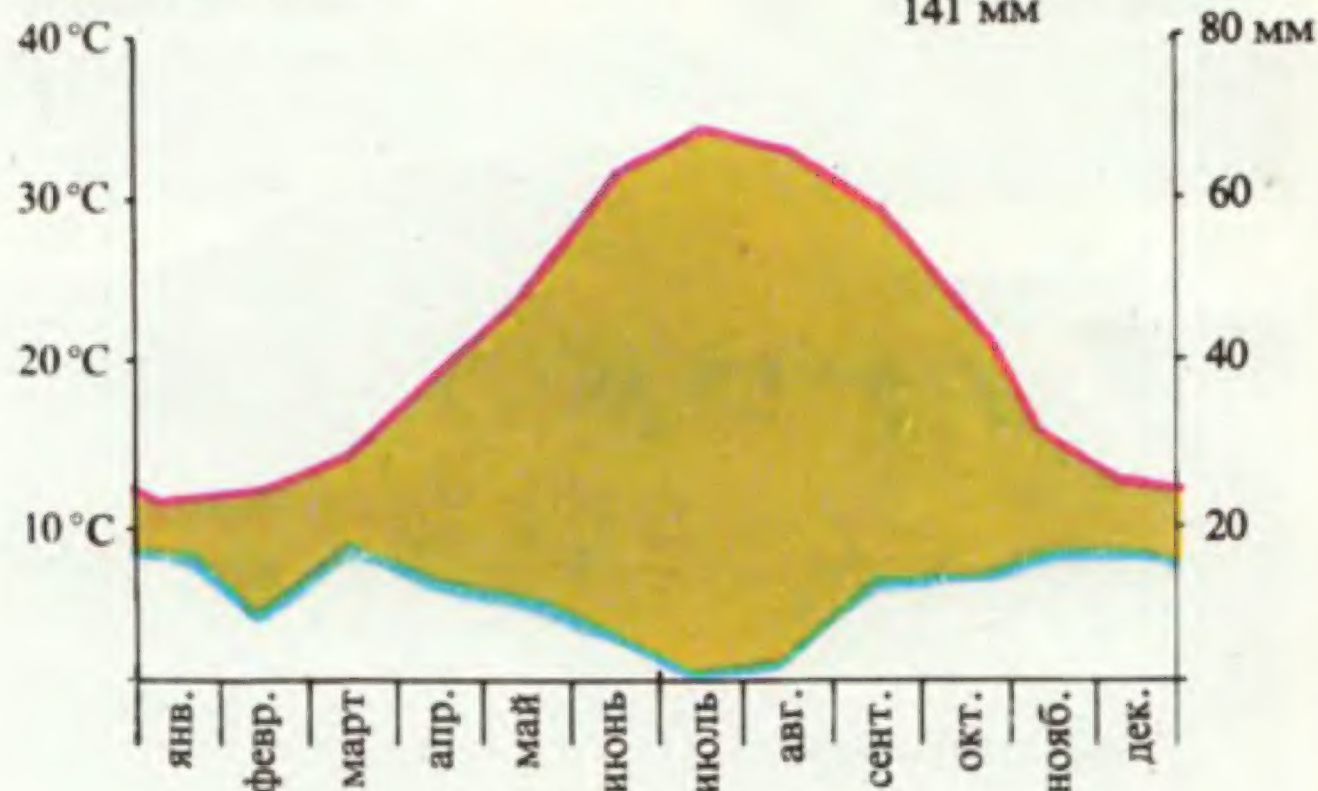
Вообще же в бедных осадками регионах почвообразования почти не происходит. Причины тому — ветровая эрозия, проявляющаяся очень сильно из-за несомкнутости растительного покрова, незначительное участие растений в почвообразовательных процессах (например, не возникает гумус) и почти полное отсутствие почвенных организмов. Поскольку увлажнение лишь периодическое и к тому же кратковременное, вода также почти не способствует почвообразованию. Следовательно, свойства таких почв почти целиком определяются их зернистостью (гранулометрическим составом твердого субстрата). Те или иные геологические породы и их производные, при образовании которых преобладает физическое выветривание (из-за недостатка воды химические и биологические процессы играют подчиненную роль), и определяют типы пустынь — песчаные, галечниковые, каменистые, глинистые и лёссовые (последние чаще бывают солончаковыми пустынями).

**Формы роста растений.** Во всех аридных областях земного шара прослеживается закономерность: в направлении от степей и саванн, окружающих полупустыни и пустыни, к центрам пустынь растительный покров становится все более редким. Его плотность пропорциональна уменьшению количества осадков. Там, где влаги не хватает, на определенной площади существует гораздо меньше растений, чем в местах с большим увлажнением. В пустынях растительный покров лучше развивается в местообитаниях с благоприятным для растений водным режимом, таких, как подножия склонов, долины и низины. Но если в полупустынях растения рассеяны по поверхности почвы все же относительно равномерно, то в пустынях имеются большие участки, где растений нет совсем.

У растений аридных областей имеются разнообразные приспособления, позволяющие им обеспечить себя водой; они способны максимально использовать имеющуюся воду и сохранять ее, снижая интенсивность испарения (транспирацию). Уменьшая поверхность листьев, растения пустынь сильнее развивают корневые системы. Здесь часто обитают растения с широко разросшимися корневыми сис-

Среднегодовая температура 21,9°C

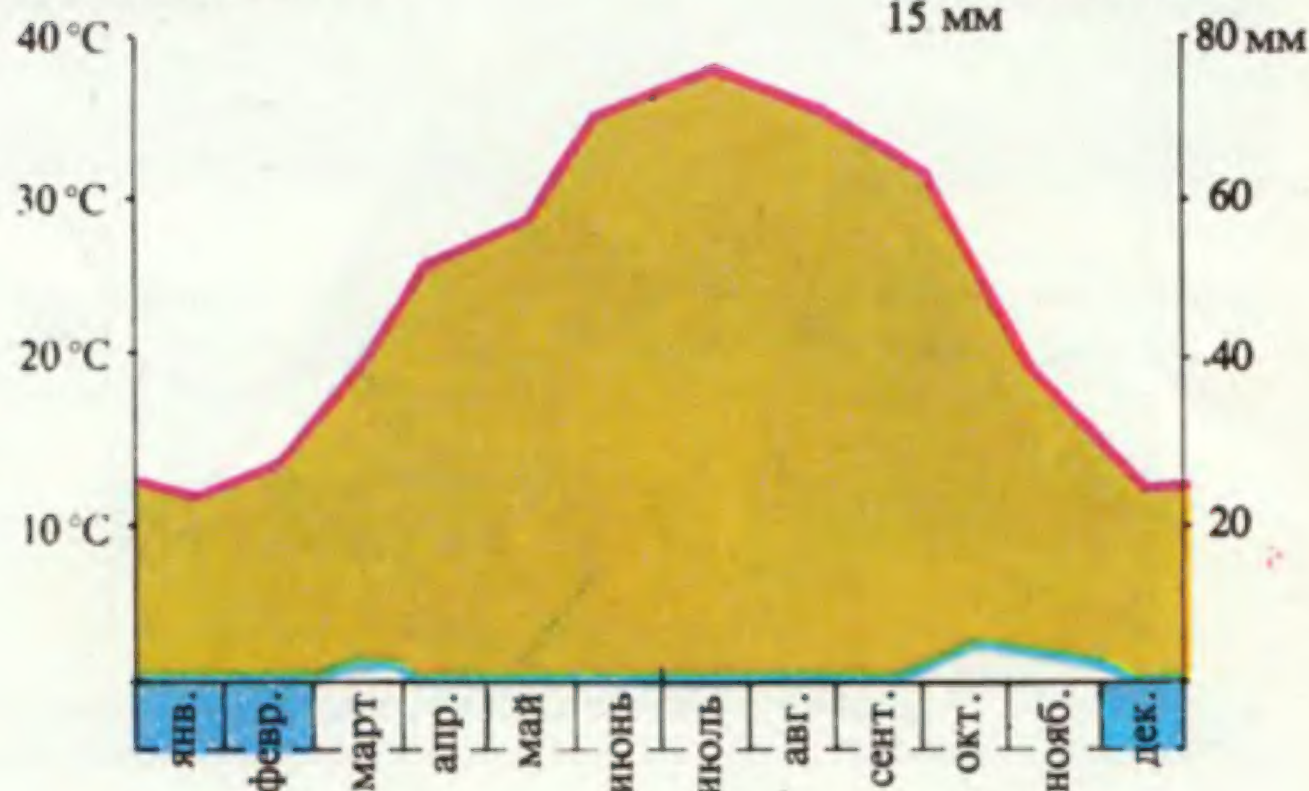
Среднегодовое количество осадков 141 мм



Бискра /81 м/, Алжир

Среднегодовая температура 24,4°C

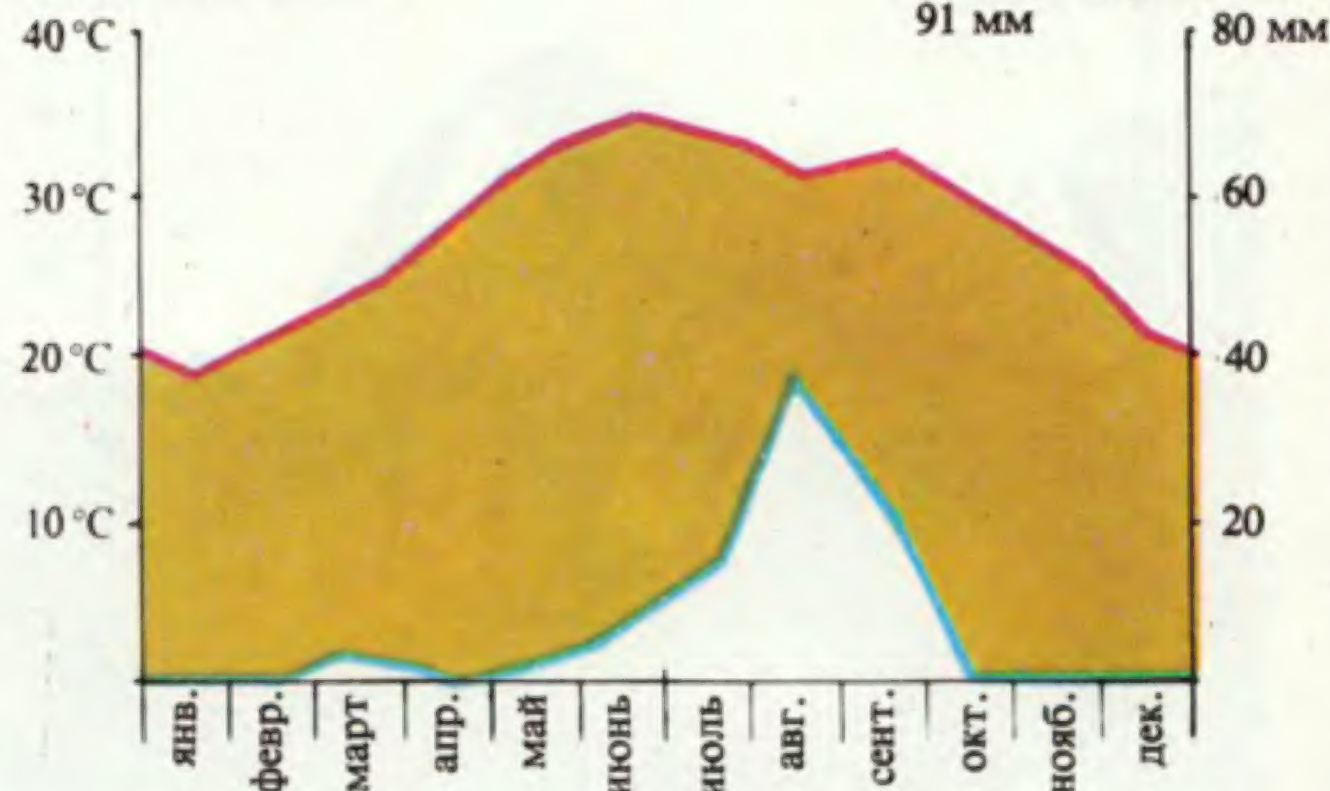
Среднегодовое количество осадков 15 мм



Адрар /313 м/, Алжир

Среднегодовая температура 28,9°C

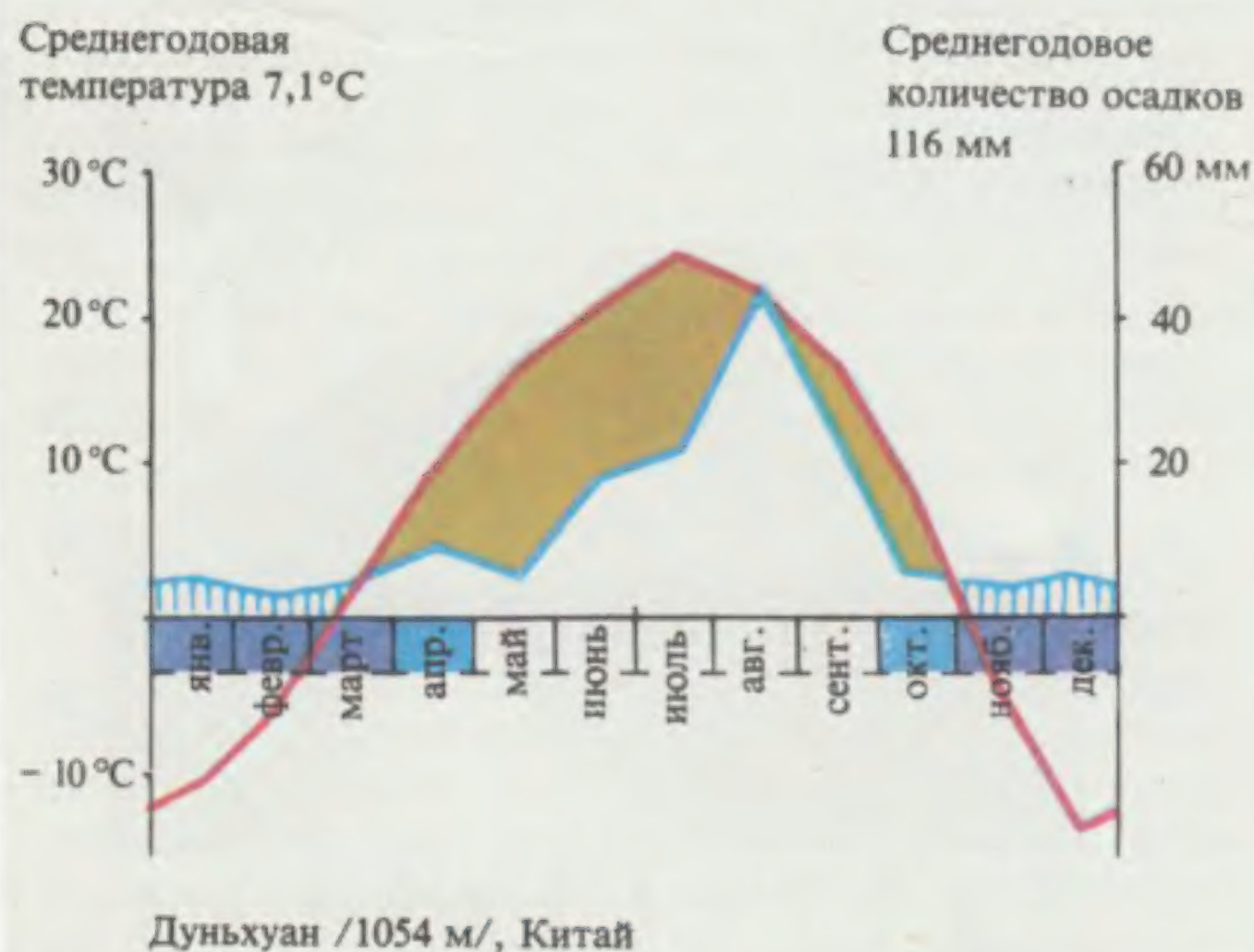
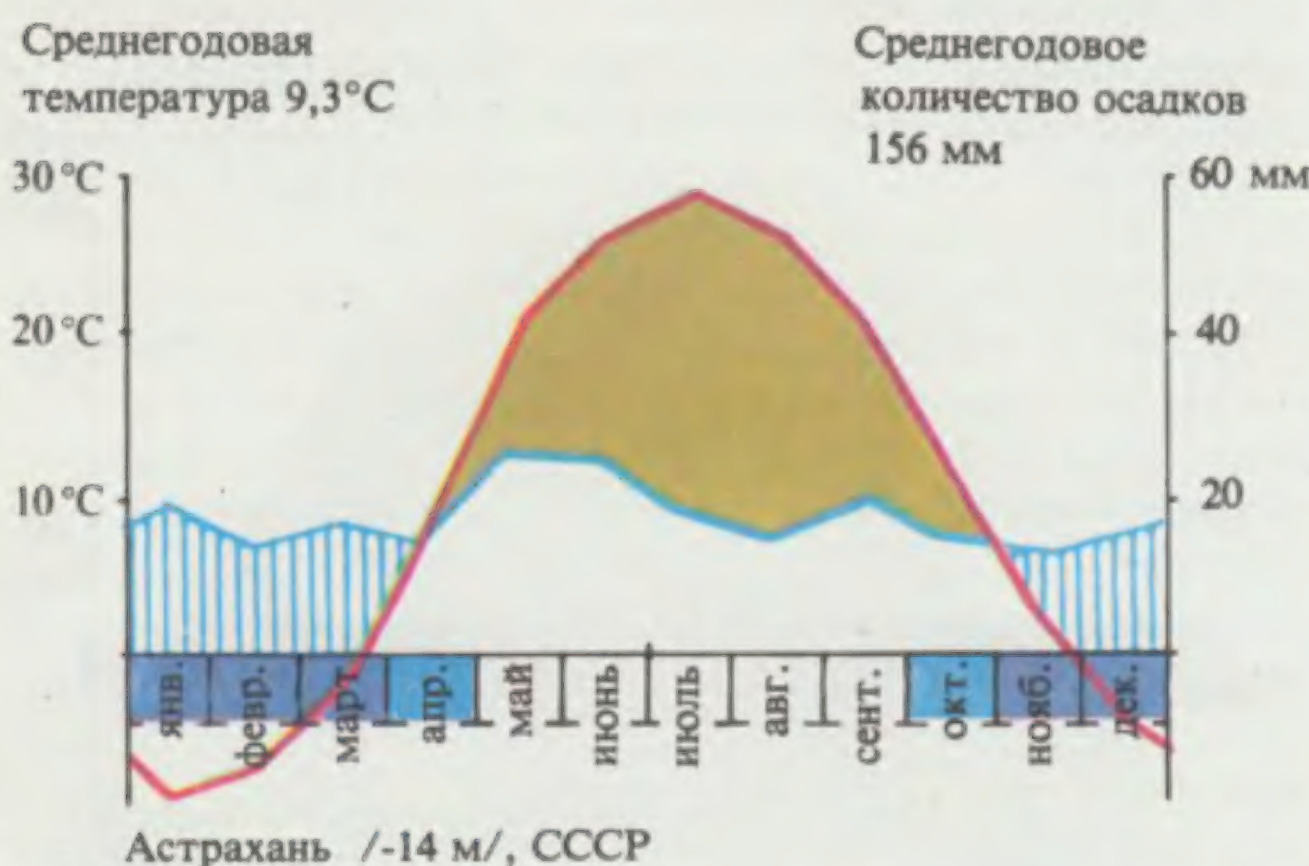
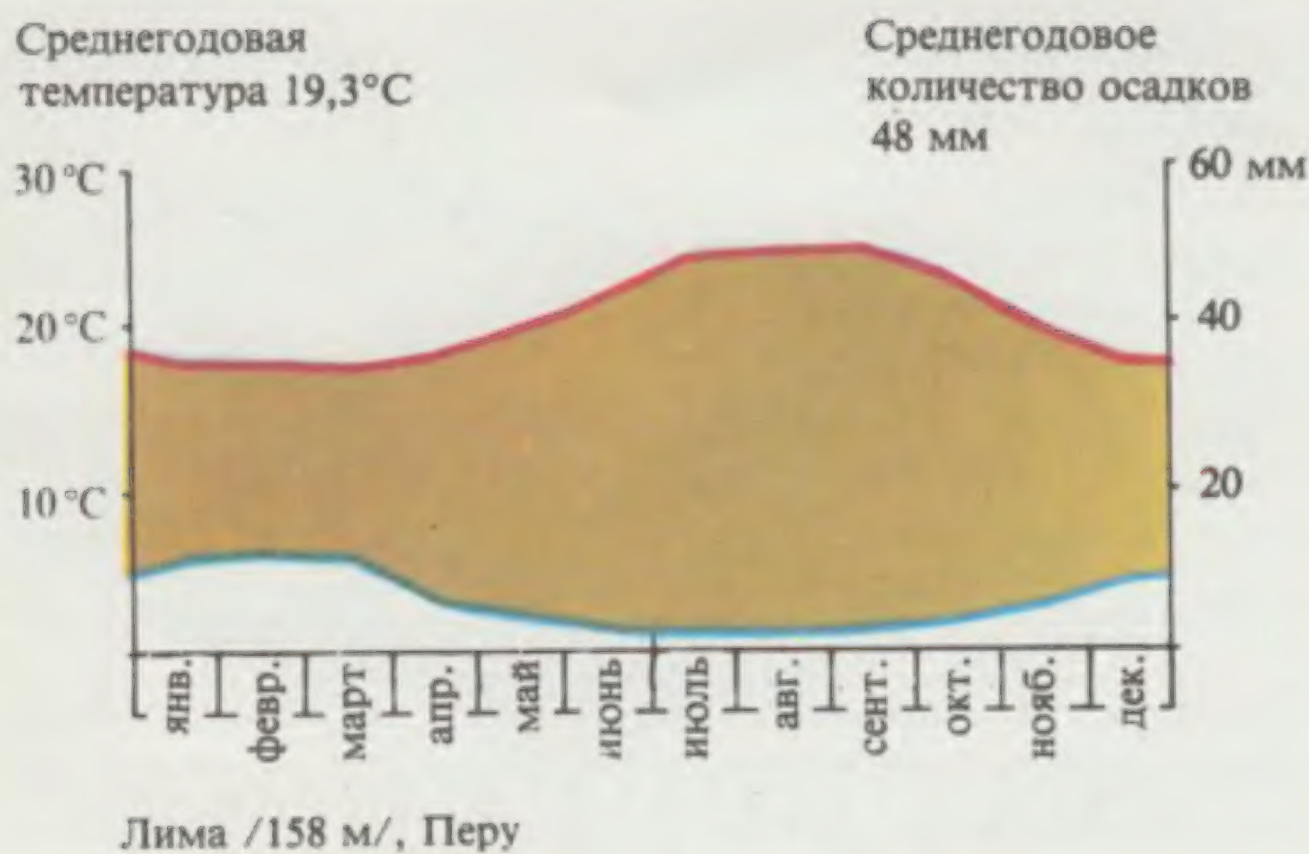
Среднегодовое количество осадков 91 мм



Тесалит /520 м/, Мали

Климатические диаграммы Северной, Центральной и Южной Сахары





Климадиаграммы чилийской прибрежной пустыни, восточноевропейской полупустыни и центральноазиатской пустыни

темами, причем корни занимают во много раз большую площадь, чем надземные органы (рисунок на стр. 145). Благодаря этому они в состоянии быстро поглощать дождевую влагу с больших участков. Другие растения, особенно кустарники песчаных пустынь, напротив, образуют корни (или широко разветвленные корневые системы), уходящие вглубь на много метров: это дает им возможность использовать грунтовые воды. Наиболее ярким примером может служить род джугун (*Calligonum*) из семейства гречишных; у этих кустарников, распространенных от Сахары до пустыни Гоби, корни уходят в глубину на 30 м. Наконец, имеются растения с крупными, распростертыми над поверхностью земли листьями, которые, несмотря на ничтожную влажность воздуха, способны поглощать утреннюю росу (рисунок на стр. 154).

Помимо приспособлений, обеспечивающих поглощение воды, растения пустынь обладают еще одной особенностью: они способны переносить даже многолетнюю засуху. Растения пустынь можно разделить на несколько экологических групп. К первой относятся так называемые эфемеры-однолетники. Это растения, живущие непродолжительное время; они развиваются из семян сразу же после выпадения дождей и часто за несколько дней завершают весь цикл развития вплоть до образования семян. В это время наступает редкое явление — пустыня цветет, что можно видеть на приводимом рисунке. Семена этих растений сохраняют жизнеспособность в течение длительных периодов засухи (так называемое латентное существование).

К группе эфемеров-геофитов относятся многолетние растения с типичными подземными запасными органами (клубни и луковицы). Они развивают над поверхностью земли листья и репродуктивные органы только на непродолжительное время сразу после выпадения дождей. Засуху, которая может продолжаться годами, эти растения переживают в виде подземных запасных органов, находящихся в состоянии покоя.

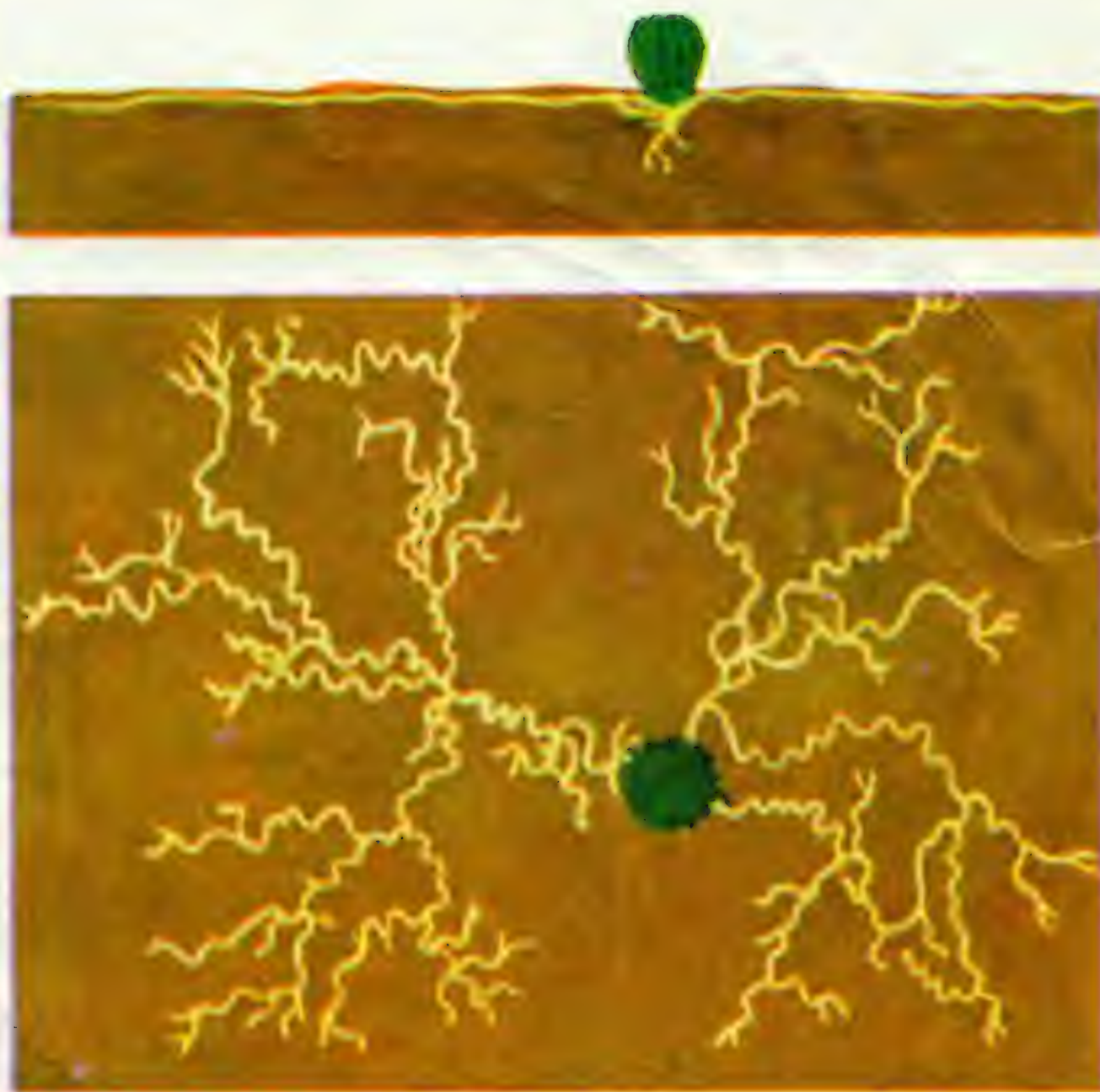
К третьей группе относятся растения пустынь, способные существовать при периодическом увлажнении (их называют пойкилогидрическими); это по преимуществу низшие растения, такие, как некоторые сине-зеленые водоросли и лишайники, а также мхи, немногие виды плаунов (*Selaginella*) и папоротников и даже очень немногие цветковые растения. Все они способны переносить засуху в состоянии покоя, будучи сильно обезвоженными. После дождей они зеленеют, некоторое время растут и размножаются, а затем снова высыхают.

Широко представленная группа пустынных растений — ксерофиты. Их надземные органы остаются живыми и во время засушливых периодов. В пусты-



нях и полупустынях ксерофиты представлены главным образом жестколистными кустарниками (склерофильными ксерофитами), которые благодаря своим сильно разветвленным и глубоко проникающим корневым системам получают необходимое количество воды и во время засухи (см. рисунок на стр.157). Чтобы уменьшить испарение влаги, их листья густо опущены или сильно редуцированы. В крайних случаях ассимиляцию осуществляют побеги, имеющие вид безлистных прутьев или колючек (рисунок на стр.154). Для ограничения испарения воды некоторые из этих растений в засушливый период сбрасывают листья и даже целые ветви. При недостатке влаги устьичные щели у них закрываются. Характерными примерами таких ксерофитных растений пустынь и полупустынь могут служить представители родов гребенщик (*Tamarix*) из семейства гребенщиковых (*Tamaricaceae*), джужгун (*Calligonum*) из семейства гречишных (*Polygonaceae*), парнолистник (*Zygophyllum*) из семейства парнолистниковых (*Zygophyllaceae*), а кроме того, многие виды из семейств эфедровых (*Ephedraceae*) и каперовых (*Capparidaceae*).

И наконец, следует упомянуть группу суккулентов. Настоящие (не галофильные) суккуленты содержат в листьях, ветвях, стволах или в подземных органах запас воды, пополняемый во время дождей. В засушливые периоды испарение влаги как в атмосферу, так и в почву крайне ограничено. Одновременно сильно замедляются процессы обмена веществ и как



Расположенная близ поверхности почвы широко разветвленная корневая система кактуса (*Ferocactus wislizenii*).

Наверху: в поперечном сечении; внизу: вид в плане (по Walter).



Вертикальный разрез участка пустыни Сахара.

Корни растений используют влагу, скапливающуюся в трещинах скал (по Walter).





Цветение в пустыне Сонора после дождей.

На переднем плане цветущие однолетники и *Ferocactus wislizenii*, за ними — заросли *Opuntia bigelovii* и цветущий куст *Fouquieria splendens*.

следствие — рост растений. Типичные представители настоящих суккулентов: кактусовые (семейство *Cactaceae*) американских полупустынь, а также морфологически во многом сходные с ними растения из других семейств (молочайных, толстянковых, виды родов *Senecio* и *Aloë* и др.), особенно часто встречающиеся в южноафриканской полупустыне Карру (рисунок на стр. 150).

В пустынях; и прежде всего в песчаных, под действием ветра происходит интенсивное перемещение частиц субстрата, на котором обитают растения. Чтобы в таких условиях могли существовать многолетние растения, требуются специальные приспособления. Подобно нашим злакам, поселяющимся на дюнах, эти растения также должны противостоять засыпанию; поэтому их побеги растут быстро. Эти кустарники и травы должны возвышаться над отлагающимися вокруг них перевеваемыми песками (см. рисунок на стр. 147).

Для растений аридных областей наряду с недостатком влаги и сильной ветровой эрозией большое значение имеет осолонение почв. В результате интенсивного испарения воды почвы как периодически, так и постоянно увлажняемых местообитаний накапливают легкорастворимые соли. Это в первую очередь относится к районам, где грунтовые воды залегают близко к поверхности и осуществляется

восходящий ток влаги в почве, к расположенным в низинах местообитаниям, где после дождей на некоторое время образуются лужи, а также к бессточным озерам пустынь. Таким образом, всем наиболее обеспеченным водой местообитаниям пустынь и полупустынь угрожает осолонение (засолонение) почв. Эта же картина наблюдается и в районах с искусственным орошением. Для многих аридных областей характерны расположенные в низинах обширные участки с солонцовыми и солончаковыми почвами. Чаще всего они содержат хлористый натрий и хлористый магний, а также сульфат кальция (гипс). Но последний плохо растворяется в воде и поэтому при засолонении почв имеет второстепенное значение. На засоленных почвах развиваются типичные для таких мест галофитные растительные сообщества. Для того чтобы выжить, галофиты должны приспособиться к относительно высокому содержанию солей в почвах. Этому способствует присущая галофитам солеустойчивость их цитоплазмы, связанная с поступлением в клеточный сок солей и накоплением их в нем. Так, в клеточном соке галофитов, растущих на содержащих хлориды почвах, обнаруживается высокое содержание хлорида натрия. Хлориды вызывают разбухание цитоплазмы, что приводит к увеличению объема (гипертрофии) клеток. Именно этим и объясняется мясистость (суккулентность) растений этой группы. У галофитов, растущих на щелочных почвах, также отмечается суккулентность, тогда как галофиты, развивающиеся на почвах, содержащих сульфаты, суккулентности не обнаруживают, так как под действием сульфатов протоплазма сжимается. Содержание растворимых солей в галофитах достигает 35% веса сухого вещества растений.

Такова вкратце общая характеристика условий жизни растительных организмов в пустынях и полупустынях, а также специфических приспособлений растений к этим условиям. Перейдем к описанию главных пустынь и полупустынь Земли и условиям существования характерных для них растительных сообществ.

## Пустыня Сахара

Сахара — величайшая пустыня Земли — раскинулась в Северной Африке от берегов Атлантического океана до долины Нила. Ее протяженность с запада на восток превышает 6000 км, а с севера на юг — 1800 км. Площадь составляет примерно 9 млн. км<sup>2</sup>. В Северной Сахаре выпадает максимум 200 мм осадков в год, при этом только зимой. Чем дальше на юг, тем меньше осадков, и в центральной части Сахары дожди выпадают лишь изредка с перерывами в несколько лет (см. климатодиаграмму на стр. 143).



Не удивительно, что здесь обширные территории не имеют растительного покрова. Еще южнее, в так называемой зоне Сахель (переходной от южной Сахары к саваннам Судана), осадков постепенно становится больше, причем дожди выпадают летом. Неодинаковое распределение осадков и разные температурные режимы, характеризующие северные и южные территории Сахары, обуславливают весьма существенные различия их флор. Центральная Сахара представляет собой район, пограничный между двумя крупными флористическими царствами — палеотропическим и голарктическим. В Северной Сахаре обнаруживаются флористические элементы голарктического царства (прежде всего, виды растений, распространенные в области Средиземноморья): представители родов астрагал (*Astragalus*), резеда (*Reseda*), подорожник (*Plantago*), солянка (*Salsola*). Флористические элементы палеотропического царства, характерные для Южной Сахары, — это виды распространенных здесь родов индигофера, или индигонос (*Indigofera*, семейство бобовых), гибискус (*Hibiscus*, семейство мальвовых), клеоме (*Cleome*, семейство каперовых), акация (*Acacia*, семейство мимозовых), а также полевица (*Eragrostis*, семейство злаков) и сыть (*Cyperus*, семейство осоковых). Кроме того, здесь встречаются многочисленные виды, растущие только в Сахаре (эндемики); они составляют около 25% всей флоры!

Флора Сахары в десять раз беднее видами, чем флора Южной Европы. Но все же в Центральной Сахаре обнаружено 450 видов цветковых и 75 видов

других растений. Наиболее широко представлены здесь семейства маревых (*Chenopodiaceae*) — 17 родов, крестоцветных (*Brassicaceae*) — 31 род и парнолистниковых (*Zygophyllaceae*) — 7 родов. Чтобы дать представление о видовом богатстве флор разных регионов земного шара, приведем следующее сравнение: на территории площадью 10 000 км<sup>2</sup> в тропиках встречается примерно 3000—4000 видов, в Европе — 1000—2000 видов, а в Сахаре — едва 150 видов.

В соответствии с различиями в геологическом строении местности в процессах выветривания и эрозии, а также в обеспеченности водой в пределах Сахары выявляется несколько типов пустыни.

**Каменистая пустыня (гамада).** Каменистые пустыни, характерные для плоскогорий, представляют собой поверхности денудации, подвергшиеся ветровой эрозии. Все мелкие продукты выветривания с них унесены, и они покрыты камнями величиной с кулак, образуя так называемую «булыжную мостовую». Горные породы, представленные этими камнями, возникли как морские отложения, поэтому они очень богаты солями щелочных и щелочноземельных металлов. Камни покрыты «пустынным загаром», который бывает темным (от темно-коричневого до коричнево-черного) и придает каменистым пустыням мрачный вид. Из-за недостатка воды и высокого содержания солей гамата почти не имеет растительного покрова. В районах, где выпадают скудные дожди, немногие растения поселяются только в трещинах и расселинах скал.

**Песчано-гравийная пустыня (серир).** На покрытых аллювием низменностях, с которых сильными ветрами удалены тонкозернистые частицы субстрата и поэтому на поверхности образовались сплошные слои из гравия, возникают песчано-гравийные (или песчано-галечниковые) пустыни. Сквозь такой гравийный «панцирь» растения почти не могут пробиться; не удивительно, что на песчано-гравийных территориях Сахары, и прежде всего там, где осадки очень скудны, растений нет. Только эрозионные долины и русла имеют редкий растительный покров, состоящий из саксаула (*Haloxylon*, семейство маревых), видов селина (*Aristida*, семейство злаков), многолетних трав-геофитов с подземными запасными органами, способными переносить неблагоприятные для жизни растений периоды, и однолетников. Серир обычно бедны солями.

**Песчаная пустыня (эрг).** Примерно 20% площади Сахары занимают песчаные пустыни. Часто они образуют огромные песчаные моря, покрытые характерными серповидными дюнами, или барханами; наветренные стороны барханов пологие, а подвет-



В песчаной пустыне в Сахаре местами растут злаки



ренные — крутые. Песчинки покрыты блестящим красным, а при большей влажности желто-коричневым налетом окислов железа. Содержание извести часто весьма высокое. Благодаря тому что пески хорошо удерживают воду (см. также стр. 142), условия для развития здесь растений лучше, чем можно было бы ожидать, учитывая ничтожное общее количество осадков. И хотя подвижные, постоянно перемещающиеся барханы не имеют растительного покрова, на неподвижных песках растения, у которых глубоко уходящие корни способны достигать влажных слоев грунта, образуют редкий покров. Таковы кустарники гребенщик (*Tamarix articulata*), эфедра, или хвойник (*Ephedra alata*), дрок (*Genista saharae*), джузгун (*Calligonum comosum*), а также злак селин (*Aristida pungens*). Около каждого из этих растений в результате переноса ветром песка возникает маленькая песчаная дюна, но и сквозь нее растение продолжает расти.

**Сухие русла (вади).** Главным образом в каменистых и гравийных пустынях встречаются эрозионные русла, часто объединяющиеся в системы. Они покрыты гравием и песком, а после редких дождей в них собирается стекающая по поверхности вода. Чем больше водосборная площадь этих так называемых сухих русел, тем благоприятнее они для развития растений. В некоторых случаях образуются даже постоянные потоки грунтовых вод. При таких оптимальных для пустынь условиях могут расти даже небольшие лески из акаций (*Acacia*). Кроме того, для этих местобитаний характерны просо *Panicum turgidum*, многочисленные колючие кустарники, такие, как *Zizyphus* (семейство крушиновых), *Maerua* (семейство каперовых), *Balanites* (семейство парнолистниковых), *Ephedra* (семейство хвойниковых), на засоленных почвах — *Tamarix* (семейство гребенщиковых), *Zygophyllum* (семейство парнолистниковых), виды солянки (*Salsola*), а также другие маревые.

**Дайи и себхи.** В низинах, где в результате смыва скапливаются мелкие глинистые частицы, образуются дайи и себхи. Если из таких понижений вода уходит вниз, засоления не происходит, и на понижении (даие) развиваются эфемеры-однолетники. Но если оттока воды нет, то накапливающаяся после дождей влага быстро полностью испаряется и образуется засоленная низина — себха. Здесь на высохшей почве развивается скудный растительный покров, состоящий из солеустойчивых растений (преимущественно из представителей семейства маревых) и *Zygophyllum album*, а при большем увлажнении доминируют гребенщики (*Tamarix*) и виды сведы (*Suaeda*). Наиболее солеустойчивыми оказываются виды солероса (*Sarcocornia*) и сарсазан шишковатый (*Halocnemum strobil-*



Каменистая пустыня в Сахаре (Марокко).  
Оазис с финиковыми пальмами.

*laseum*). Но на покрытых соляной коркой глинистых почвах растения обычно не развиваются.

**Оазисы.** В долинах, находящихся среди пустыни, встречаются источники, из которых пресная вода поступает на поверхность нередко с большой глубины. Обычно в этих случаях речь идет об артезианских (находящихся под гидравлическим давлением) водах, вскрытых пробуренными скважинами. В таких местах возникают оазисы, растительный покров которых резко отличается от покрова окружающей оазис пустыни. В небольших водоемах здесь живут пресноводные растения, такие, как рдест (*Potamogeton*), пузырчатка (*Utricularia*), ряска (*Lemna*) и роголистник (*Ceratophyllum*), а по берегам — тростник (*Phragmites*) и рогоз (*Typha*). Если человек не нарушает растительного покрова оазисов, то его образуют акации (*Acacia alba* и др.), дум-пальма (*Nyphaene thebaica*) и многие другие деревья и кустарники. Но почти повсеместно оазисы окультурены.

## Южноафриканская область пустынь

В западной части Южной Африки также расположена компактная группа аридных областей. На крайнем западе, вдоль берега океана лежит пустыня Намиб, увлажняемая туманами; о ней речь пойдет в конце главы. Наибольшую площадь, закрытую от



дождей высокими горными хребтами южной окраины материка, занимает полупустыня Карру. А к северу от р. Оранжевой до широты Южного тропика протянулась песчаная равнина полупустыни Калахари.

Полупустыня Карру исключительно богата суккулентами и другими внешне примечательными или экологически интересными цветковыми растениями, что делает ее особенно привлекательной для ботаников; поэтому на ней мы остановимся несколько подробнее.

Эта полупустыня находится между Капской областью, где дожди идут зимой, и примыкающим с севера плоскогорьем, где дожди выпадают летом; для нее характерны два кратковременных периода дождей (зимний и летний), что создает благоприятные, но вместе с тем своеобразные условия для роста растений.

Из-за неумеренного выпаса скота Карру в настоящее время представляет собою кустарничковую полупустыню. В ее растительном покрове преобладают низкие кустарнички — представители многих видов семейства сложноцветных (астровых), а также видов широко известного рода суккулентных растений — рода мезембриантемум (*Mesembryanthemum*, семейство айзовых). Этот род содержит 300 видов, распространение которых почти полностью ограничено Южной Африкой. Кроме того, здесь встречаются колючие кусты дерезы (виды *Lycium*) и кустики

парнолистника (*Zygophyllum*). В полупустыне Карру после дождей первыми расцветают растения многочисленных видов, представляющих семейства ирисовых (касатиковых), лилейных и амариллисовых. Особенно характерны крупные алоэ (*Aloë*, семейство лилейных); в Африке встречается свыше 100 видов этого рода (см. рисунок).

В эрозионных руслах, где более благоприятные условия водоснабжения, растут даже небольшие деревья сумаха (*Rhus*), видов встречающегося только в Южной Африке рода *Rourea* (семейство эбеновых) с очень твердой ядровой древесиной, а также разных видов акаций (*Acacia*, семейство мимозовых).

В местообитаниях, где конкуренция со стороны других растений невелика, например на крутых каменистых склонах, обильно развиваются суккуленты. В эту группу растений входят представители очень многих семейств, например толстянковых, молочайных, ластовневых, сложноцветных, гераниевых и др. (см. рисунок на стр. 150). По своему внешнему виду они часто почти не отличаются от американских кактусов. «Кактусовидность» стеблевых суккулентов, имеющих мясистые утолщенные стебли, — один из ярчайших примеров конвергенции, которая выработалась в результате естественного отбора одинаковой формы систематически далеких друг от друга растений как приспособление к существованию в областях, где осадки кратковременны, но регулярны. Наряду со стеблевыми встречаются и листовые суккуленты (растения с толстыми мясистыми листьями). Для этих мест характерны и суккуленты с подземными запасными органами, такими, как корни, корневища и клубни.

Своеобразие каменистых склонов полупустыни Карру определяется прежде всего крупными суккулентами, достигающими нередко высоты до 2 м. Для этих местообитаний типичны листовые суккуленты из рода *Cotyledon* и разные виды семейства толстянковых, например толстянка древовидная (*Crassula arborea*) и др., крупные стеблевые суккуленты рода молочай (*Euphorbia*), представители семейств ластовневых (например, *Stapelia*, *Huernia*, *Huerniopsis* и *Hoodia*) и гераниевых (например, *Sarcocaulon*), а также высокоствольные виды рода *Aloë* (рисунок слева).

Очень разнообразная флора мелких суккулентов развивается преимущественно на занимающих небольшие площади особых местообитаниях, таких, как кварцевые галечники. Эти участки издали кажутся совершенно голыми, не имеющими растительного покрова, однако при ближайшем рассмотрении они обнаруживают большое видовое разнообразие растений, которые либо почти целиком погружены в землю, либо внешне напоминают камни. Это главным образом листовые суккуленты. Часто все рас-



Южноафриканская кустарничковая полупустыня.  
На переднем плане древовидное алоэ (*Aloe pillansii*).



*Huerniopsis atrosanguinea*



*Huernia zebrina*



*Hoodia dregei*

*Euphorbia fusca*



*Pleiospilos prismaticus*



*Argyroderma roseum*



*Sarcocaulon multifidum*



*Lithops divergens*



*Stapelia ambigua*



*Crassula falcata*



*Aloë peglerae*





тение редуцировано практически до двух листьев. Характерными представителями служат в первую очередь виды полиморфного рода *Mesembryanthemum*, а также родов *Pleiospilos*, *Argyroderma* (семейство аизовых) и *Kleinia* (семейство сложноцветных). Особенно примечательны так называемые «живые камни» — виды рода *Lithops*. Их называют также растениями с «окошечками», так как сквозь поверхностные участки листьев, покрытые слоем прозрачных клеток («окошечек») и находящиеся на уровне земли, солнечный свет достигает клеток ассимиляционной ткани, которая находится ниже этого уровня. После дождей на невзрачных прежде растениях распускаются крупные, яркие цветки.

## Североамериканская пустыня Сонора

В районе, включающем в себя юго-западные территории США (штат Аризона) и северную часть Мексики (штат Сонора) и обрамляющем с севера и востока Калифорнийский залив, находится пустыня Сонора. Осадков здесь выпадает в год от 55 мм в нижнем течении р. Колорадо (центр пустыни) до 400 мм близ восточной горной границы; поэтому, казалось бы, речь должна была идти не столько о пустыне, сколько о полупустыне. Но так как это самый засушливый район США, его обычно называют пустыней (Sonorandesert). Как и в области южноафриканских пустынь, в большей части пустыни Сонора бывает два дождливых периода: прохладный зимний период и летний период, проявляющийся в виде нескольких сильных ливневых дождей с грозами. Здесь прежде всего бросаются в глаза суккуленты, приспособившиеся к подобным условиям существования, но в отличие от южноафриканских пустынь суккуленты представлены почти исключительно кактусами. Из-за обилия кактусов Сонору часто называют «кактусовой пустыней».

Обычно корневые системы кактусов расположены в почве на глубине всего нескольких сантиметров, зато они сильно разветвлены и широко разрастаются в стороны (см. рисунок на стр. 145). Это позволяет им после дождей поглощать из верхних слоев почвы воду и запасать ее в стеблях. Во время засухи кончики корней отмирают и растения живут только за счет накопленных запасов влаги. Так, гигантский канделябровидный кактус *Carnegiea gigantea*, достигающий в высоту 10—12 м, способен накопить 2000—3000 л воды и существовать без пополнения запасов свыше года. Живые боковые ветви, находя-



Юкки (*Yucca*) в пустыне Сонора (Мексика).

На переднем плане опунции с плоскими побегами.

щиеся на уже отмершем стволе, могут цвести и на следующий год после отмирания ствола. Отдельные экземпляры этого вида кактусов, встречающегося только в пустыне Сонора, живут 150—200 лет. Вес такого растения может достигать 6—7 т, содержание воды составляет 85—91% общего веса. От количества поглощенной воды и ее расхода зависит характерное для кактусов изменение толщины стеблей в течение года. После каждого дождя растение увеличивается в объеме; это происходит в результате того, что ребра стеблей расширяются подобно кузнечным мехам. При потере воды они сближаются, а после дождя расходятся, в результате чего объем стебля снова становится большим.

Кактусы пустыни Сонора представлены большим числом видов; им свойственно и большое разнообразие форм. Наряду с высокими колоннообразными кактусами, такими, как упомянутый выше канделябровидный кактус, который ветвится в средней части ствола, и ветвящийся при основании *Lemaireocereus thurberi*, встречаются шарообразные (например, вырастающий до 1 м в высоту *Ferocactus wislizenii*), валикоподобные (например, *Mammillaria microcarpa*) и многочисленные виды опунций с четко разграниченными частями побегов. Среди опунций можно различить виды, представители которых имеют плоские (*Opuntia engelmannii*) или цилиндрические (*Opuntia bigelovii*) стебли (рисунок на стр. 152).





*Carnegiea gigantea*



*Opuntia bigelovii*



*Fouquieria splendens*



*Yucca brevifolia*



*Mammillaria microcarpa*



*Ferocactus wislizenii*



*Yucca elata*



*Lemaireocereus thurberi*



*Opuntia engelmannii*



Заслуживает упоминания встречающийся только в пустыне Сонора кустарник окотилло (*Fouquieria splendens*), который развивает до 25 неразветвленных, торчащих во все стороны прутьевидных стеблей. После выпадения дождей на его длинных побегах в течение нескольких дней в любое время года появляются нежные листочки. При наступлении засухи их листовые пластинки быстро желтеют и опадают, а черешки превращаются в колючки. В течение одного года новые листья могут образовываться до шести раз. Ветви этого кустарника защищены от потери воды слоями пробки. К концу зимнего периода дождей на вершинах побегов появляются ярко-красные, собранные в кисти цветки.

Виды алоэ, характерные для южноафриканских полупустынь, в пустыне Сонора как бы заменены видами также причисляемого к лилиецветным чисто американского рода юкка (*Yucca*); некоторые из них — мощные разветвленные или неразветвленные деревья с листьями, собранными в пучки на концах стеблей, и великолепными соцветиями.

Наряду с целым рядом других деревянистых растений, таких, как, например, представители рода *Cercidium*, имеющие зеленые стволы и очень мелкие листья, а также креозотовый куст (*Larrea divaricata*), который может долго — до года — обходиться без дождей и листья которого, словно лаком, покрыты сильно пахнущим креозотом, в пустыне Сонора встречаются низкие полукустарники с листьями, опушенными мягкими волосками (например, *Eucelia*, *Franseria*), временами полностью высыхающие (пойкилогидрические) папоротники и многочисленные эфемеры (растения, которые развиваются и завершают развитие в течение очень короткого времени). В соответствии с двумя периодами дождей различают зимние и летние эфемеры. После дождей эти растения в пустыне Сонора, как и в других полупустынях, обильно и пышно цветут; правда, цветение продолжается недолго — всего несколько недель (а в годы, когда дождей выпадает мало, его может вообще не быть). Так что временами кактусовая пустыня превращается в ярко цветущий сад.

## Пустыни и полупустыни Азии

**Засушливые области Внутренней Азии.** В этом засушливом регионе, находящемся в пределах зоны умеренного климата, наибольшие территории занимают пустыни и полупустыни. Обширный регион, местами прерываемый горными хребтами (Тянь-Шанем, Мон-



Щебнистая (гравийная) полупустыня на востоке Гоби, покрытая травянистыми растениями, преимущественно видами полыни

гольским Алтаем), простирается от Каспийского моря (50° в. д.) на восток, заходя далеко в глубь Китая (110° в. д.), а с юга на север — от 35 до 50° с. ш. Его можно подразделить на среднеазиатские пустыни и полупустыни, находящиеся главным образом на территории СССР, и центральноазиатские пустыни и полупустыни, находящиеся в Монголии и Китае.

Для региона пустынь Внутренней Азии характерно, что они окаймлены широкими полупустынями, постепенно переходящими в степи. Как типичные переходные области эти полупустыни не имеют собственных, то есть присущих только им видов растений; здесь лишь прослеживается постепенно возрастающее участие в растительном покрове либо пустынных, либо степных видов (прежде всего злаков). Поэтому такие полупустыни нередко называют опустыненными степями. Если в пустынях на 1 гектар образуется лишь 100—200 кг сухого органического вещества в год, то в опустыненных степях — до 500 кг, а в настоящих степях — до 1500 кг. Причина в увеличении годового количества осадков от центральных областей пустынь, где их в среднем выпадает менее 100 мм (к тому же они нерегулярны, а часто их вообще не бывает в течение нескольких лет), к степям, где осадков выпадает свыше 250 мм. Однако для развития растительного покрова засушливых областей зоны с умеренным климатом особенно важна приуроченность осадков к определенным временам года. Если летом дождей не бывает, то неза-





Карагана Бунге  
*Caragana bungei*

Парилистник желтодревесинный  
*Zygophyllum xanthoxylon*



Реомюрия джунгарская  
*Reaumuria songarica*



Ревень низкий *Rheum nanum*



Гармала чернушкообразная  
*Peganum nigellastrum*



Саксаул черный *Haloxylon aphyllum*



Ежовник коротколистный  
*Anabasis brevifolia*

висимо от того, что зимой выпадает до 200 мм осадков, образуются пустыни (такие, как, например, среднеазиатские пустыни Кызылкум и Каракум); но если то же количество осадков выпадает в течение всего года, развиваются полупустыни.

Для пустынь и полупустынь Внутренней Азии характерен ярко выраженный континентальный климат с резким различием между низкими зимними и высокими летними температурами. Так, средние температуры января здесь колеблются от  $-10^{\circ}\text{C}$  до  $-20^{\circ}\text{C}$ , тогда как средние температуры июля доходят до  $20-30^{\circ}\text{C}$  (ср. климатодиаграмму на стр. 144).

Между пустынями и полупустынями Средней Азии и Центральной Азии имеются явные эдафические и климатические различия, что находит свое отражение в растительном покрове. Аридные области Средней Азии расположены на высоте меньше 500 м над уровнем моря (а вблизи Каспия — ниже уровня моря), а пустынные области Центральной Азии, напротив, находятся на высоте от 1000 (пустыня Гоби) до 3000 м над уровнем моря (пустыня Цайдам). Среднеазиатские пустыни и полупустыни питаются осадками, приносимыми из бассейна Атлантического океана; в северных районах они выпадают относительно равномерно в течение всего года, а в южных — преимущественно зимой (средиземноморский тип). В центральноазиатские пустыни и полупустыни осадки приходят из области Тихого океана (муссонная область) и, следовательно, выпадают летом. Вообще же центральноазиатские пустыни значительно суше, так как находятся дальше от морей и обрамлены высокими горными хребтами. Из-за сухости в зимнее и весеннее время здесь нет весенних эфемеров (быстро завершающих развитие однолетних растений), столь характерных для аридных областей Средней Азии.

Во флоре среднеазиатских пустынь господствуют ирано-туранские флористические элементы. Эта относительно молодая флора не содержит эндемиков. Примерно 10% видов встречаются и в египетских пустынях. Флора центральноазиатских пустынь состоит преимущественно из восточнокитайско-монгольских элементов. Характерны кустарники-суккуленты, например саксаул черный (*Haloxylon aphyllum*), и кустарники-псаммофиты (растения, развивающиеся на песках) из родов карагана (*Caragana*), копеечник (*Hedysarum*) и полынь (*Artemisia*). Для полупустынь типичны реомюрия джунгарская (*Reaumuria songarica*) и гармала чернушкообразная (*Peganum nigellastrum*). В гравийных пустынях обращают на себя внимание прежде всего ежовник коротколистный (*Anabasis brevifolia*, семейство маревых) и ревень низкий (*Rheum nanum*, семейство гречишных).

Растения центральноазиатских пустынь



В зависимости от характера и разрушенности исходных горных пород, образующих субстрат, на котором существуют растения, а также от гидрологических и климатических условий, здесь, как и в Сахаре, можно выявить разные типы пустынь и полупустынь; на важнейших из них мы вкратце остановимся ниже. При этом ограничимся рассмотрением сравнительно хорошо изученных пустынь и полупустынь Средней Азии.

**Среднеазиатские песчаные полупустыни.** Песчаные полупустыни, протянувшиеся широким поясом главным образом на юго-западе и в центральной части Казахстана (Прикаспийская низменность), находятся между степями северного Казахстана и песчаными пустынями. Зимой сюда проникают холодные массы воздуха из Сибири, а снежный покров бывает очень небольшим, поэтому почвы промерзают на глубину до 1 м. Для кочевых племен, некогда заселявших эти территории, среднеазиатские песчаные полупустыни служили ценными пастбищами, которыми они пользовались и зимой, поскольку снега на них почти не было. Но по мере развития земледелия и из-за постоянного выпаса скота, особенно в последние 100—150 лет, неподвижные песчаные почвы, прежде одетые редким растительным покровом, превратились по большей части в подвижные пески, почти не пригодные для хозяйственного использования. Лежащие между подвижными песками участки с глинистыми почвами в основном засолены, так как их подстилают морские осадочные породы, в которых осуществляется восходящий ток грунтовых вод, а сами грунтовые воды обычно залегают неглубоко.

Естественный растительный покров представлен здесь полынями и злаками, покрывающими поверхность почвы примерно на 50%. Преобладает полынь приморская (*Artemisia maritima*), а из злаков — виды пырея (сибирский — *Agropyron sibiricum*, ветвистый — *A. ramosum* и гребенчатый — *A. cristatum*), овсяница бороздчатая (*Festuca sulcata*), полевица малая (*Eragrostis minor*) и тонконог сизый (*Koeleria glauca*). Кроме того, весной внешний вид растительного покрова в значительной мере определяется развитием многочисленных эфемеров.

В разное время делались попытки засадить песчаные почвы тополями и ивами, прежде всего тополем черным, или осокорем (*Populus nigra*), и ивой заостренной (*Salix acuminata*). Первые несколько лет растения хорошо развивались, но из-за того, что запасы почвенной влаги не в состоянии обеспечить все возрастающую транспирацию, лесопосадки погибали.

**Среднеазиатские лёссовые, или эфемеровые, полупустыни.** Пример типичной эфемеровой полупустыни —



Щебнистая (гравийная) пустыня на востоке Гоби с ежевником коротколистным (*Anabasis brevifolia*)

так называемая Голодная степь, находящаяся в южном Казахстане западнее озера Балхаш. Незасоленные лёссовые почвы, а также богатые глинистыми частицами пески создают благоприятные условия для развития растений, особенно весной. Осадки, выпадающие главным образом в марте — апреле, увлажняют почвы на глубину до 2 м. Но уже в конце мая почвы совершенно высыхают и становятся твердыми как камень. Таким образом, вегетационный период длится всего несколько недель — от начала марта до середины мая. Не удивительно, что здесь могут существовать только эфемеры и растения с многолетними, остающимися живыми подземными органами (растения-геофиты). Последние представлены в первую очередь видами родов лютик (*Ranunculus*), свербига (*Bunias*), цельнолистник (*Haplophyllum*, семейство рутовых), козелец (*Scorzonera*), весенник (*Eranthis*), тюльпан (*Tulipa*), гусиный лук (*Gagea*) и герань (*Geranium*). Но два важнейших вида — осока пустынная (*Carex pachystylis*, = *C. hostii*) и мятлик луковичный (*Poa bulbosa*) — развиваются уже с начала марта и покрывают до 80% поверхности почвы. Характерно, что у всех перечисленных видов преобладает вегетативное размножение. Наиболее хорошо известно образование выводковых почек у *Poa bulbosa* var. *vivipara*. Несмотря на обильное цветение, большинство растений лишь изредка образует семена, способные прорасти.

Для эфемеровых полупустынь наиболее характерно обилие однолетних эфемеров (терофитов). У этой группы растений, насчитывающей примерно 40—50 видов, весь жизненный цикл от прорастания семян до созревания новых семян продолжается 30—45



дней. Часто встречающиеся в Голодной степи растения, относящиеся к этой группе, растут и в Центральной Европе: костенец зонтичный (*Holosteum umbellatum*), аистник обыкновенный (*Erodium cicutarium*) и веснянка весенняя (*Erophila verna*). Среди других растений назовем однолетние злаки из родов костер (*Bromus*), тимopheевка (*Phleum*) и пырей (*Agropyron*), а также представителей всем знакомых родов мак (*Papaver*), живокость (*Delphinium*), бурачок (*Alyssum*), песчанка (*Arenaria*) и пастушья сумка (*Capsella*). В зависимости от обилия осадков и колебаний температуры в развитии этих растений в течение года обнаруживаются существенные различия. Весной образуется сплошной растительный покров, напоминающий луговые сообщества, но уже в июне он исчезает, и местность приобретает вид пустыни.

В настоящее время эти служившие прежде хорошими весенними пастбищами эфемерные полупустыни, расположенные на равнинах и обладающие плодородными почвами, орошены и используются в основном как поля для выращивания хлопчатника.

**Среднеазиатские солончаковые, или галофитные, пустыни.** Участки солончаковых пустынь часто встречаются среди других пустынь и полупустынь Средней Азии. Наиболее типичные из них так называемые такыры — обширные низины с глинистыми, задерживающими воду почвами; после дождей их заливают стекающая по поверхности вода. Они встречаются на аллювиальных отложениях по краям низин вдоль русел рек, а также среди песчаных пустынь в районах, подвергшихся выдуванию (дефляции). Кроме того, солончаковые пустыни нередко на больших пространствах обрамляют находящиеся в пустынях озера; наконец, они образуются и в низинах, под которыми близко залегают грунтовые воды (так называемые соры, или шоры).

Определяющий экологический фактор таких местобитаний — высокая концентрация солей; здесь способны существовать лишь относительно немногие растения. Это преимущественно суккуленты из семейства маревых (*Chenopodiaceae*); некоторые из них распространены по всему земному шару. Таковы солерос травянистый (*Salicornia herbacea*), сарсазан шишковатый (*Halocnemum strobilaceum*), а также виды сведы (*Suaeda*) и солянки (*Salsola*). Среди представителей этого семейства есть и деревянистые растения, например саксаул черный (*Haloxylon aphyllum*), виды поташника (*Kalidium*), зейдлиции (*Seidlitzia*) и соляноколосника (*Halostachys*). Другие галофиты представляют семейства свинчатковых (*Plumbaginaceae*), гвоздичных (*Caryophyllaceae*), бурачниковых ( *Boraginaceae*) и гребенчиковых (*Tamaricaceae*). На такырах развивается довольно разнообразная альгофлора (флора водорослей). При этом

более половины из 150 выявленных видов составляют сине-зеленые водоросли (*Cyanophyta*). Общее количество водорослей достигает 500—600 кг на 1 гектар! На менее влажных местообитаниях растут некоторые виды лишайников.

**Среднеазиатские песчаные, или псаммофитные, пустыни.** Самые известные пустыни Средней Азии — Каракум (Черные пески) и Кызылкум (Красные пески). Благодаря тому что пески способны накапливать много воды, эти пустыни, если их растительный покров остался ненарушенным, покрыты редкой порослью прутьевидных кустарников, а также целого ряда других растений и вовсе не производят впечатления территорий, непригодных для жизни растительных организмов. Многие деревянистые растения (здесь их встречается около 50 видов), а особенно прутьевидные кустарники придают среднеазиатским песчаным пустыням характерный облик. Эти многолетние растения обеспечивают себя водой, извлекая ее из влажных почвенных слоев с глубины до 1,5 м. Они обладают приспособлениями для существенного ограничения испарения и прежде всего — относительно небольшой поверхностью. Так, например, растения рода джугун (*Calligonum*, семейство гречишных), представленного 30 видами кустарников, безлистны, а их короткие ассимилирующие побеги летом сбрасываются. То же характерно и для типичного растения этих пустынь — саксаула белого (*Haloxylon persicum*), достигающего высоты 4 м. Сильно редуцирована листовая поверхность также у кустоподобных высоких (до 5 м) растений некоторых видов солянки (*Salsola*) и видов астрагала (*Astragalus*). Встречающийся только в этих пустынях кустарник смирновия туркестанская (*Smirnovia turkestanica*, семейство бобовых) летом теряет свои мелкие листья; у растений рода колючелистник (*Acanthophyllum*, семейство гвоздичных) листья превращены в колючки.

Кроме многочисленных кустарников в пустынях Каракум и Кызылкум обитает еще около 100 видов травянистых растений, главным образом весенних эфемеров, которые местами покрывают до 50% поверхности почвы. Возможность существования здесь этих растений определяется влажностью верхних песчаных слоев весной. Наряду с эфемерами встречается также много многолетних злаков, из которых к перемещению песка особенно хорошо приспособились виды рода аристида (*Aristida*). Злак *Aristida karelini* продолжает расти сквозь песок даже в тех случаях, когда растение засыпано до кончиков листьев; при этом оно образует новые корни в более высоко расположенных слоях песка.

В среднеазиатских песчаных пустынях постоянно происходят повторяющиеся изменения в расположе-



нии компонентов растительного покрова. При этом гребни перемещающихся барханов заселяются злаками, верхние части склонов оказываются поросшими кустарниками, нижние их части — травами, а на уплотненных песках между барханами развиваются эфемеры (терофиты и геофиты).

**Речные поймы в пустынях и полупустынях.** Чтобы завершить описание пустынь и полупустынь Внутренней Азии, скажем несколько слов о растительном покрове речных пойм. Речные поймы в какой-то мере можно сравнить с оазисами Сахары. Наличие пресной речной воды обуславливает существование характерного и богатого растительного покрова пойм внутри аридных областей, сравнительно скудно покрытых растениями. Реки, которые стекают с высоких гор, прилегающих к этим областям, обычно теряются, иссякая, среди пустынь или впадают в бессточные озера.

Из-за того что эти области слабо заселены, многие речные поймы, по крайней мере в пределах отдельных их участков, еще сохранили растительный покров, почти не испытавший на себе влияния человека. В зависимости от особенностей процессов, связанных с разливом рек и осадконакоплением, то есть отложением речных наносов в поймах, различают три основных растительных комплекса.

Молодые почвы, образовавшиеся в результате накопления осадков там, где колебания уровня вод велики и где постоянно образуются новые русла, покрыты пионерными растительными сообществами. В соответствии с характером приносимых рекой отложений — крупнозернистые отложения (песок, гравий) быстро текущих во время паводка вод близ русла реки или тонкозернистые отложения (суглинки, глины) медленно текущих вод вдали от русла — возникают сильно различающиеся между собой растительные сообщества. Наряду с многочисленными однолетними растениями для песчаных местообитаний особенно характерны вейник сомнительный (*Calamagrostis dubia*) и рогоз бледный (*Typha pallida*).

Более старые, устойчивые к воздействию паводков наносные почвы покрыты пышным ковром из высоких злаков и крупного разнотравья. Верхний ярус образуют злаки, достигающие высоты 2—4 м: ериантус краснеющий (*Erianthus purpurascens*), сахарный тростник дикий (*Saccharum spontaneum*) и тростник обыкновенный (*Phragmites communis*). Нижний ярус составляют солодка голая (*Glycyrrhiza glabra*), рогоз слоновый (*Typha elephantina*), хвощ ветвистый (*Equisetum ramosissimum*) и растения многих других видов. Хорошая обеспеченность питательными веществами при почти постоянных влажности и благоприятной температуре позволяет растениям превосходно развиваться и определяет высокую продук-



Ровная песчаная пустыня с растениями, образующими глубоко проникающие корни: караганой Бунге (*Caragana bungei*) и одним из видов парнолистника (*Zygophyllum xanthoxylon*)

тивность растительного покрова этих заливаемых местообитаний.

Местообитания, которые покрываются водой во время разливов рек на непродолжительное время и в которых, кроме того, уровень грунтовых вод периодически колеблется, покрыты редкостойными лесами из тополей и ив (*Populus pruinosa*, *Populus diversifolia*, *Salix acmophylla*), лоха (*Elaeagnus angustifolia*, *Elaeagnus orientalis*); в них растут лианы — ломонос восточный (*Clematis orientalis*), цинанхум сибирский (*Cynanchum sibiricum*), а также спаржа персидская (*Asparagus persicus*). Если же затоплений больше не происходит и влияние грунтовых вод становится крайне незначительным, растительный покров пустыни или полупустыни восстанавливается.

## Прибрежные пустыни

Во многих районах субтропической зоны нашей планеты есть прибрежные, или приморские, пустыни. Из них наиболее известны и изучены пустыня Намиб (на атлантическом побережье Намибии) и чилийско-перуанская прибрежная пустыня. Для обеих пустынь характерно образование обильных туманов, которые в значительной мере компенсируют практически полное отсутствие осадков. Поэтому их называют также «туманными» пустынями, то есть пустынями, увлажняемыми туманами. Туманы появляются из-за того, что прибрежные морские течения поднимают на поверхность океана холодные воды из глубины. Вблизи северного чилийского и южного перуанского





Чилийско-перуанская прибрежная пустыня с куртинами *Tillandsia*

побережий проходит течение Гумбольдта (или Перуанское океаническое течение), а около юго-западного берега Африки — Бенгельское течение.

**Чилийско-перуанская прибрежная пустыня.** Протяженность этой южноамериканской пустыни почти 2500 км, но занимает она узкую прибрежную полосу, ширина которой, как правило, не превышает 100 км. От несущих дожди восточных пассатов она отрезана Андами — цепью горных хребтов, отдельные вершины которых поднимаются более чем на 6000 м над уровнем моря. Плотные прибрежные туманы, получившие название гаруа, делают возможным развитие на прибрежных склонах — в так называемых «туманных оазисах» — очень характерного растительного покрова (формация ломас). Типичная вертикальная ярусность растительного покрова прибрежных склонов зависит от степени плотности туманов. В качестве примера рассмотрим прибрежный район центрального Перу (см. климатодиаграмму Лимы на стр. 144).

На полосу суши, непосредственно прилегающую к океану, воздействие, притом слабое, оказывают лишь ночные туманы. Здесь господствуют песчаные пустыни, не имеющие какого-либо растительного покрова. Местами, на участках, не засыпаемых переверваемым песком, развиваются сообщества сине-зеленых водорослей и накипных (корковых) и кустистых лишайников: встречаются здесь и некоторые кактусы. Но особенно характерны для такого ландшафта заселяющие переверваемые песчаные дюны виды рода *Tillandsia* (семейство бромелиевых). Эти

растения образуют как бы куртины, не укореняющиеся, а свободно лежащие на песке (см. рисунок). Правда, и у этого растения может быть выявлено образование корней, но они растут внутри тканей оси побега и поэтому не функционируют. Растение поглощает воду, а вместе с тем и питается посредством своеобразных всасывающих чешуек, которые находятся на поверхности листьев. Потребность в воде покрывается исключительно за счет влаги, конденсирующейся из туманов в ночные часы. Для таких «туманных» растений характерны крайне незначительные потери воды при испарении и очень медленный рост.

В нескольких километрах от берега, на западных склонах плавно поднимающихся вверх прибрежных Кордильер, на высоте 300—700 м над уровнем моря, находится область наиболее обильных туманов. Постоянное (во всяком случае в течение зимнего полугодия) образование туманов, которые часто сохраняются до полудня и дольше, происходит в результате встречи поднимающегося с моря холодного воздуха с массами более теплого воздуха сверху. Высокая влажность воздуха и конденсация влаги на всех твердых предметах, которые попадают в пелену тумана, создают благоприятные предпосылки для развития растительного покрова. Это и есть область упомянутой выше формации ломас. Здесь господствуют густые сообщества трав, а прежде развивались даже леса.

Выше зоны, подверженной влиянию прибрежных туманов, на высоте 700—2400 м снова очень сухо, так как лишь в исключительных случаях сюда доходят туманы или выпадают дожди. Для этого региона характерен растительный покров гравийных (щебнистых) пустынь или полупустынь: здесь растут кактусы, суккулентные кустарники и крупные травы, встречающиеся на сравнительно высоко расположенных участках. Но на высоте до 1400 м встречаются только крупные колоннообразные кактусы.

**Пустыня Намиб.** Вторая хорошо исследованная «пустыня туманов» — пустыня Намиб — занимает полосу 100-километровой ширины вдоль берега Юго-Западной Африки от Анголы до Капской области. Большая ее часть покрыта огромными подвижными дюнами, по происхождению в основном приморскими; как правило, растительного покрова на них нет. Туманы, образующиеся над холодным океаническим течением, перемещаются в ночные часы в

*Чилийско-перуанская прибрежная пустыня.*

Участок с колонновидными кактусами, находящийся выше зоны туманов на высоте около 1500 м над уровнем моря.







в глубь материка в пределах прибрежной полосы шириной до 50 км. Туманных дней в году здесь бывает в среднем около 200; за это время туманы приносят на сушу всего около 40—50 мм «осадков». Влага таких «осадков» проникает в почву на глубину в несколько сантиметров и очень быстро испаряется, едва солнечные лучи рассеют туман, поэтому сколько-нибудь существенного значения для растений она не имеет. В пустыне Намиб нет типичных «туманных» растений, подобных видам рода *Tillandsia*, характерным для южноамериканской прибрежной пустыни. В таких расположенных вблизи океана областях (без учета мест, где грунтовые воды находятся близко, — оврагов, сухих долин, а также редких дождливых лет) высшие растения десятилетиями вообще отсутствуют на больших территориях. Лишь на скалистых склонах, где влага туманов осаждается и стекает в трещины, растут многочисленные мелкие суккуленты, в частности представители родов *Euphorbia*, *Pelargonium*, *Sansevieria*, *Hoodia*, *Sarcocaulon*, *Lithops* и *Aloë* (см. рисунок на стр. 150). Камни и скалы здесь покрыты преимущественно лишайни-

ками, способными довольствоваться лишь влагой туманов.

Самое примечательное и известное растение пустыни Намиб — вельвичия удивительная (*Welwitschia mirabilis*). Этот вид голосеменных растений (отдел *Gymnospermae*) — единственный представитель особого семейства *Welwitschiaceae*, занимающего совершенно особое место в системе растений; он встречается только в этой пустыне. Вельвичии растут на ограниченной территории, не испытывающей сильного влияния туманов. Эти двудомные растения развивают мощный, свеклообразно вздутый, а затем сужающийся и уходящий на глубину до 1,5 м корень; стебель у них короткий, толстый, немного выдающийся над поверхностью почвы, с двумя крупными кожистыми, постоянно нарастающими у оснований листьями (см. рисунок на стр. 16). Как удалось установить, максимальный возраст вельвичий достигает 500—600 лет. Потребность во влаге они покрывают за счет дождевой воды, хотя дожди здесь выпадают редко; вода сохраняется в сильно вздутом корне.



# Зона степей

**Размеры и границы.** Степи занимают обширные территории зоны умеренного климата. На материках северного полушария их наибольшая протяженность с юга на север ограничивается 35 и 55° с. ш. К северу от степей располагается лесостепь, а далее — летнезеленые лиственные леса или хвойные леса бореальной зоны. На юге же степи обычно сменяются полупустынями и пустынями.

Самая крупная область степей — евросибирская степная зона. Поясом шириной до 1000 км она простирается от Восточной Европы (устье Дуная) до Восточной Азии (Амурская область). В настоящее время на всем этом пространстве для обозначения естественных безлесных, поросших злаками территорий зоны с умеренным климатом пользуются названием «степи» — словом, заимствованным другими языками из русского. В соответствии с разнообразием эдафических и климатических особенностей евросибирскую степную зону можно подразделить на восточноевропейские, западносибирские (занимающие наибольшие площади в северном Казахстане) и центральноазиатские степи (представленные прежде всего в Монголии и на севере Китая). Известные пушты Венгрии — не настоящие степи. Их по-

явление вызвано деятельностью человека на протяжении последних 250 лет.

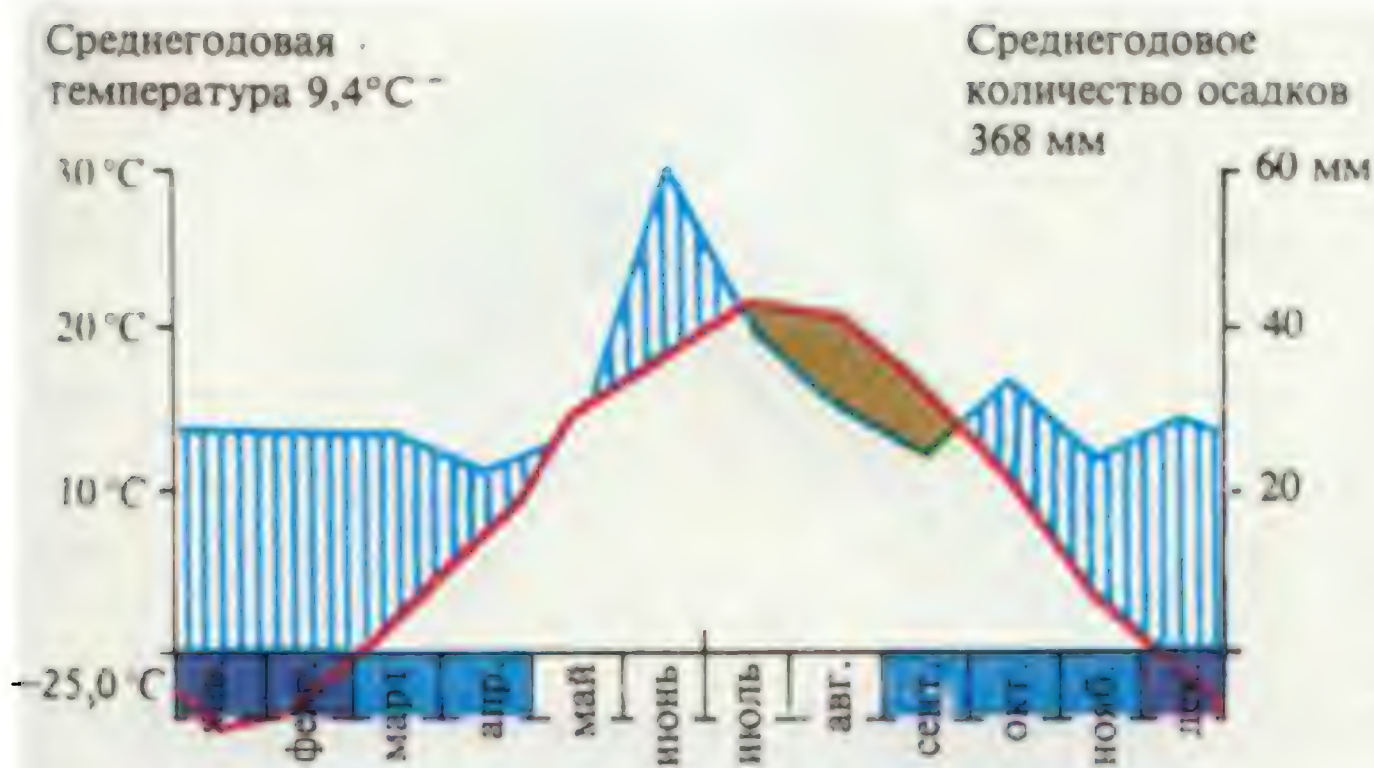
Степные области центральной части Северной Америки называют прериями. Они раскинулись на Среднем Западе до восточного склона Скалистых гор, на севере — до южной Канады, а на юге — почти до Мексиканского залива.

В южном полушарии относительно мало суши, и здесь в регионах с умеренным климатом степей немного. Пространства с естественным растительным покровом из злаков имеются преимущественно в Аргентине; их называют пампой. Наконец, еще одна естественно возникшая степная область (так называемое сообщество травы туссок — *Poa flabellata*) находится на плато Отаго Южного острова Новой Зеландии.

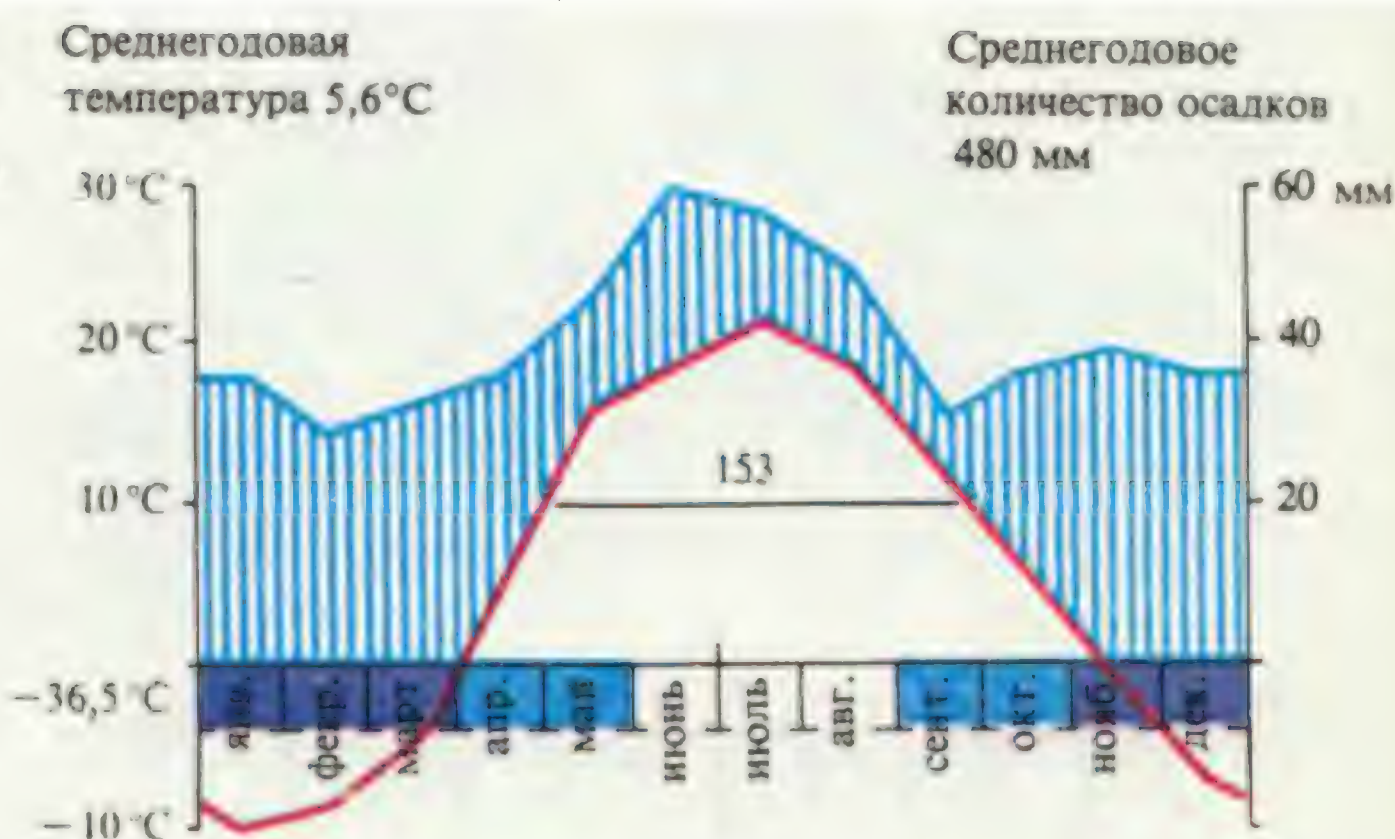
**Климат и почвы.** Холодные зимой степи зоны с умеренным климатом расположены в аридных областях. Промежуточные между степями и лесами районы — лесостепи — называют полуаридными (семиаридными). В степях, как в пустынях и полупустынях, влаги испаряется больше, чем выпадает осадков. За год количество испарившейся воды может примерно вдвое превышать количество осадков.

Для степей характерны теплое лето со средней температурой июля 20—25°C и холодная зима со средними температурами значительно ниже 0°C.

Климатодиаграммы восточноевропейских степи (слева) и лесостепи (справа)



Одесса /43 м/, СССР



Воронеж /122 м/, СССР





Центральноазиатский степной ландшафт

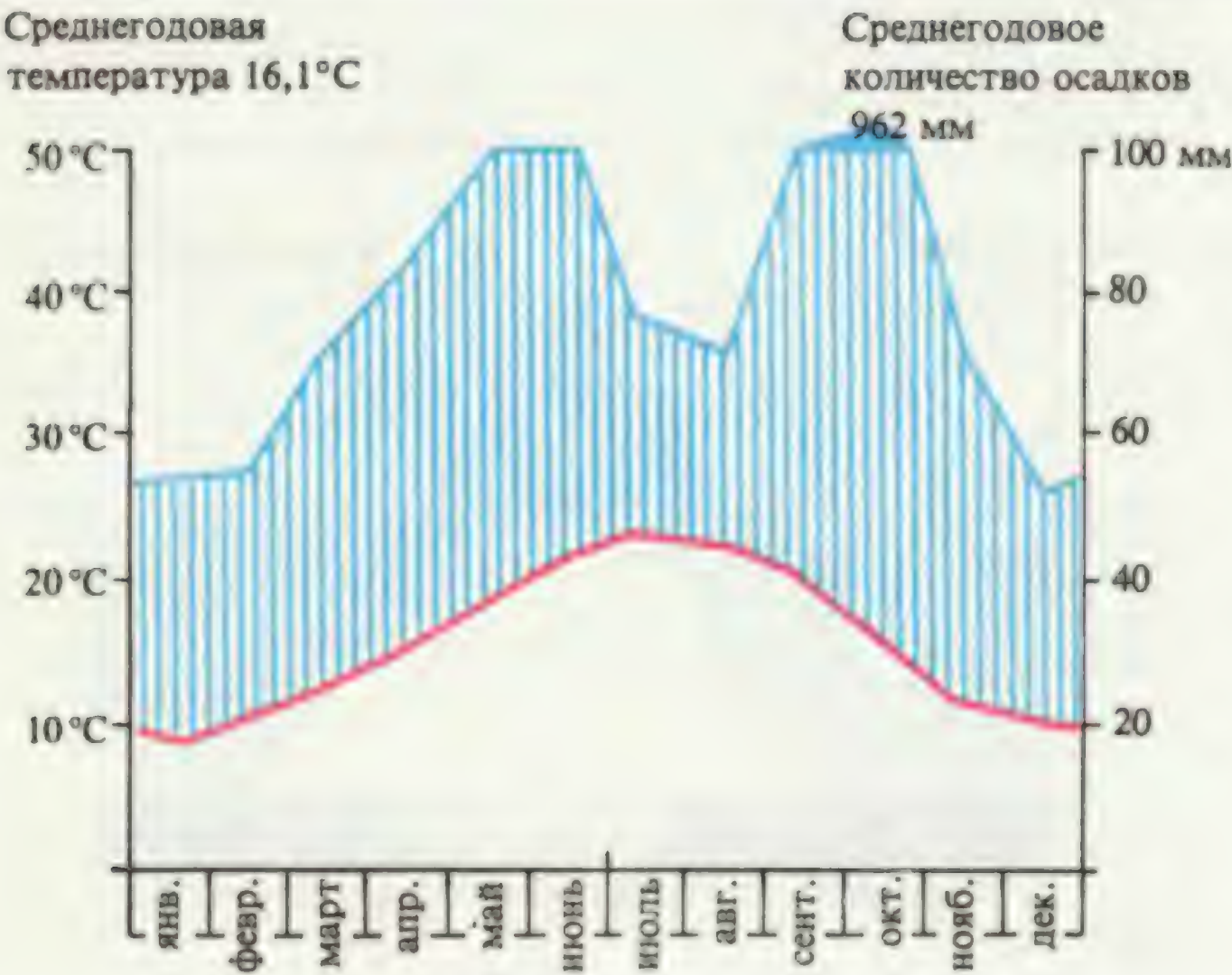
Климадиаграммы южноамериканской пампы и североамериканских прерий — высокотравной и смешанной

Столь резкое различие летних и зимних температур весьма существенно для экологии степных растений. Среднегодовое количество осадков достигает здесь 300—450 мм, причем распределение их по месяцам в пределах года резко варьирует в разных степях (см. климадиаграммы). В разные годы общее количество осадков также сильно колеблется; часто бывают явно выраженные засушливые годы.

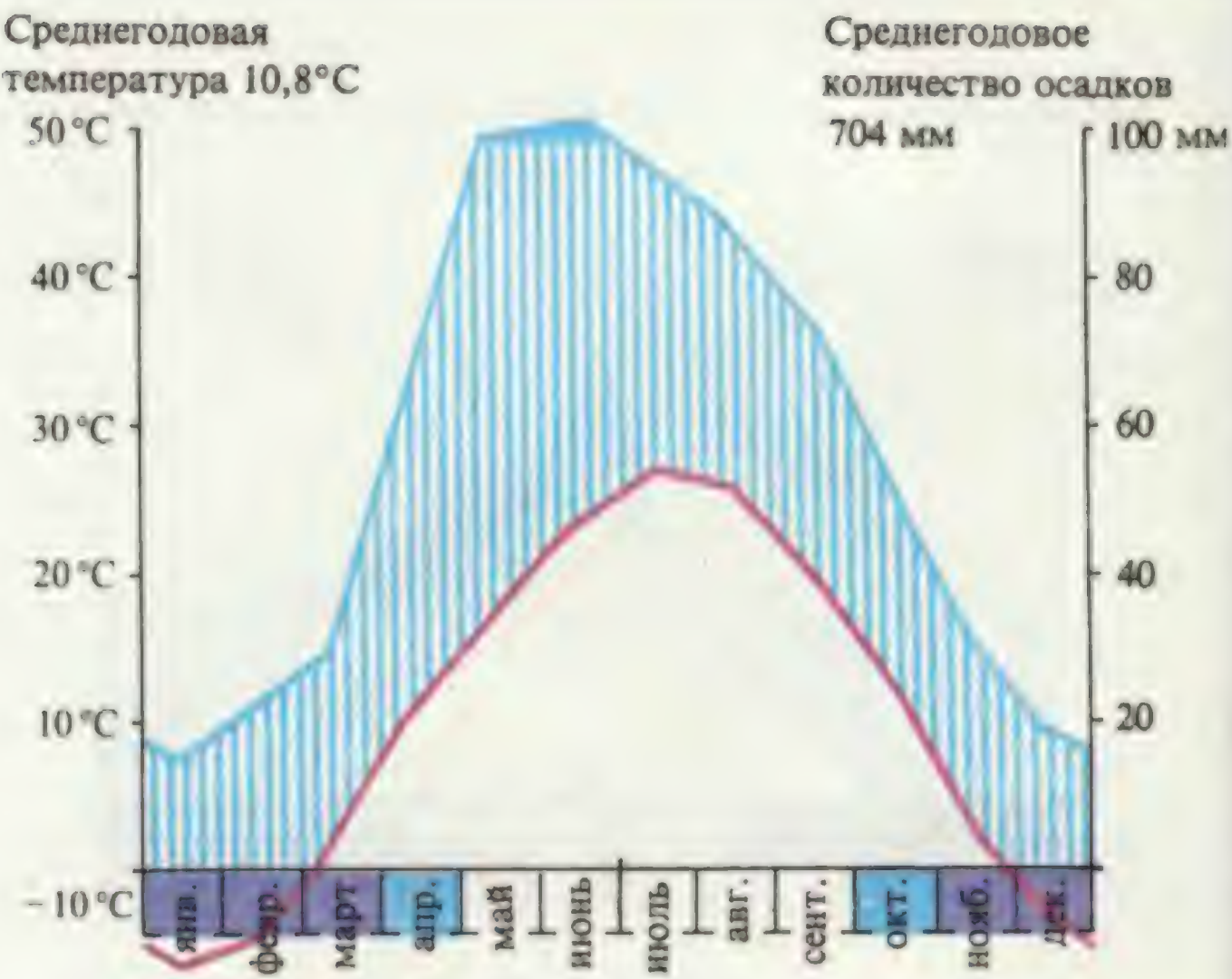
Для водного режима большинства степей очень важен зимний снежный покров. В северных степных районах он может достигать 20—40 см в толщину. Некоторые степные области находятся под снегом 80—140 дней. В период весеннего таяния снега происходит основное увлажнение почвы, имеющее решающее значение для развития растительного покрова. Бесснежные зимы отрицательно сказываются на росте растений.

Степи обычно расположены на равнинах и безлесны, поэтому здесь могут беспрепятственно бушевать бури. Так, летом, часто несколько дней подряд, дуют ураганные ветры, поднимающие тучи пыли (так называемые пыльные бури); при этом сухой горячий воздух отнимает у почв последнюю влагу.

Основная почвообразующая порода степных областей — лёсс. Величина частиц лёсса в основном колеблется от 0,05 до 0,01 мм; они гораздо мельче, чем в группе песков. Доля глинистых и песчаных частиц не превышает половины объема. Лёссовые отложения палевые, пористые; они не обнаруживают явной слоистости и обычно содержат 10—15% извести. Типичный лёсс — это эоловая (возникшая под



Буэнос-Айрес /25 м/, Аргентина



Линкольн /360 м/, Небраска (США)



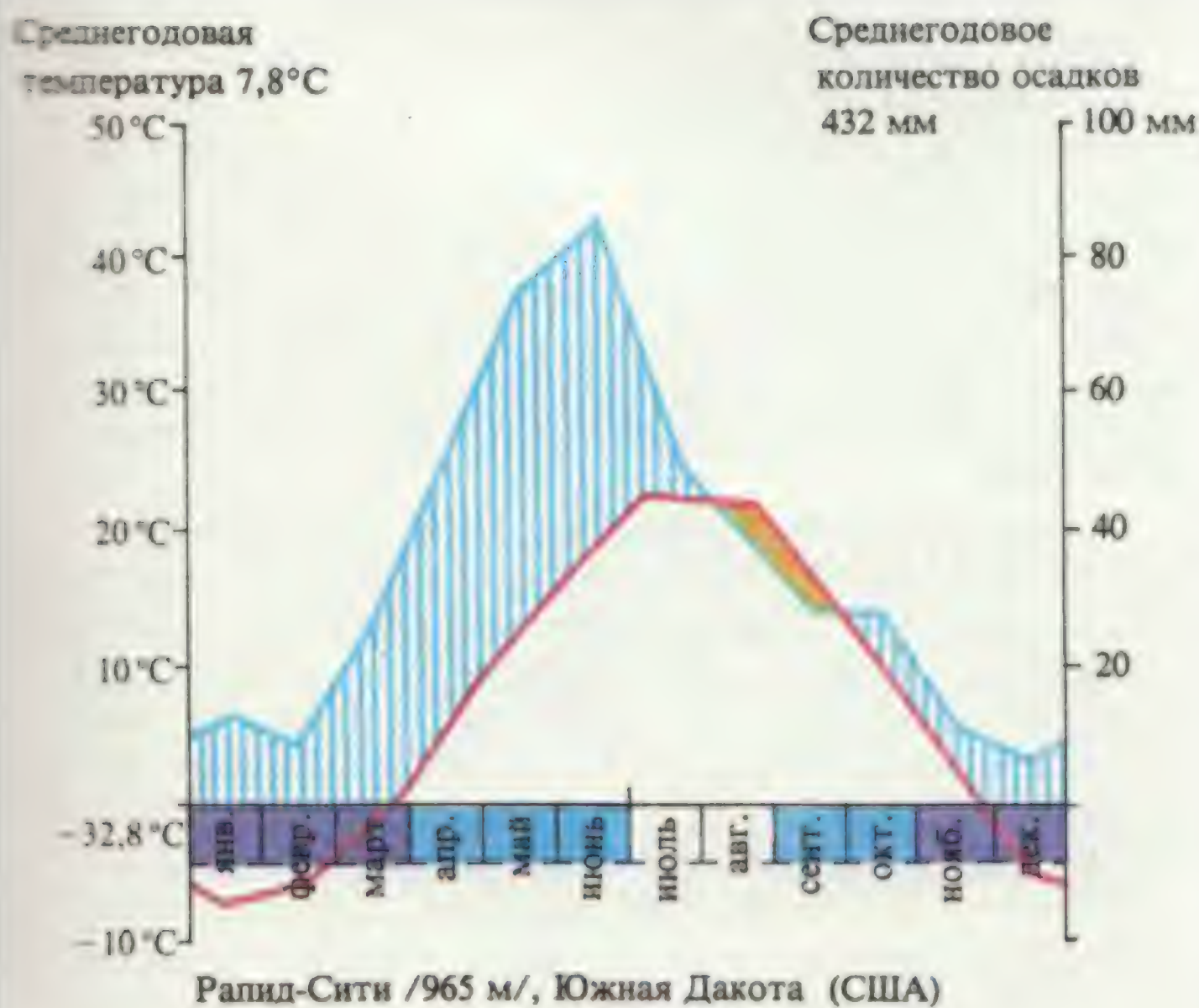
действием ветра) осадочная порода, отлагавшаяся в ледниковое и послеледниковое время на обширных территориях южнее края ледника. Сейчас лёсс представляет собой одну из самых распространенных почвообразующих пород в областях с аридным и умеренно влажным климатом, находящихся в средних широтах Евразии, а также Северной и Южной Америки. Он встречается не только в виде относительно тонких покровных слоев, но и в виде мощных многометровых отложений.

Под влиянием климата и растительного покрова из лёссовых материнских пород возникли типичные почвы степей: черноземы и каштановые почвы (каштаноземы). Для появления черноземов были нужны полуаридный климат, господство в растительном покрове сообществ травянистых растений, а также мощная, содержащая известь подпочва (подстилающая порода). В черноземах обнаруживаются два горизонта: мощный, интенсивно черный верхний слой (горизонт А), обязанный своей окраской высокому содержанию гумуса (4—10%), и нижний слой, в котором содержание гумуса с глубиной постепенно уменьшается; этот слой переходит в лёсс, не содержащий гумуса; его называют горизонтом С. Для таких почв характерны слои, сильно обогащенные известью (иллювиально-карбонатный горизонт). Черноземы обладают стабильной комковатой структурой и высоким содержанием питательных веществ, чем и обусловлено их исключительное плодородие. Они очень богаты почвенными организмами. Мощные корневые системы злаков после отмирания также

превращаются в гумус. По мере того как климат становится суше и из-за нехватки воды снижается продуктивность растительного покрова, содержание в черноземах гумуса, а вместе с тем и мощность верхнего почвенного слоя падают. Например, в Восточной Европе черноземную зону можно подразделить следующим образом. Имеется область мощных, или типичных, черноземов, где богатый гумусом слой достигает толщины 170 см. В прилегающей с юга области обыкновенных черноземов толщина этого горизонта не превышает 75 см, а в области южных черноземов едва достигает 50 см. По мере уменьшения мощности богатого гумусом слоя уровень залегания верхней границы обогащенного известью горизонта повышается.

В областях, расположенных еще южнее, под влиянием аридных климатических условий черноземы сменяются почвами, имеющими каштановую окраску. Верхний слой темно-каштановых почв содержит 3—6% гумуса. Карбонатный горизонт, в котором гумуса нет, начинается на глубине 50—70 см. У каштановых почв толщина горизонта А менее 40 см, а содержание гумуса не более 3%; бедные гумусом светло-каштановые почвы характерны уже для остепненных пустынь (полупустынь). И наконец, через бурые почвы такие светло-каштановые почвы переходят в почвы пустынь (сероземы), не содержащие гумуса. В горных степях северной Монголии, где склоны имеют разное положение и крутизну (иными словами, разную экспозицию), преемственность в расположении почв, о которой мы только что рассказали, и связанную с ней преемственность растительных сообществ можно наблюдать на очень небольших территориях.

Наряду с черноземами и почвами, имеющими каштановую окраску, в зоне степей, особенно в областях, где происходит очень интенсивное испарение, а почвенные соли хорошо растворимы в воде, распространены и засоленные почвы. Солончаковые почвы развиваются там, где грунтовые воды лежат близко к поверхности, а солонцовые почвы встречаются в местах, которые время от времени бывают сырыми. Черноземы, на которых растут леса, дегенерируют. Это проявляется в нарушении комковатой структуры, уменьшении мощности горизонта А, снижении содержания гумуса и оподзоливании. Со временем возникают выщелоченные черноземы, переходящие, если лес на них существует долго, в лесные сероземы.





## От лесостепи к безлесности настоящих степей

В отличие от субтропической зоны, где леса через широкий пояс саванн с характерными для них редколесьями переходят в аридные сообщества травянистых растений и, наконец, в полупустыни и пустыни, в зоне с умеренным климатом переход от лесов к открытым степям происходит через пояс, в котором леса представлены отдельными островками. Этот пояс получил название зоны лесостепи. При этом речь идет вовсе не об осветленных и остепненных лесных сообществах с обилием характерных для степей растений, подобных тем, что появляются в сухих и теплых районах Центральной Европы как результат чрезмерной эксплуатации лесов (вырубка, выпас скота в лесу). Напротив, в лесостепной зоне островки леса четко отграничены от степи, часто даже нет узкой опушки из кустарников (рисунок на стр. 170). Если имеется подлесок, то это не что иное, как подрост деревьев, образующих островки леса. Таким образом, границы между лесом и степью не обусловлены господствующим там макроклиматом.

В горной лесостепи островки леса встречаются на прохладных, влажных северных склонах, которые в северных районах Центральной Азии, находящихся в области вечной мерзлоты, оказываются значительно более влажными, чем другие местообитания. На равнинных территориях зоны, переходной между лесом и степью, древесные растения развиваются преимущественно в низинах и оврагах, то есть в местах, куда стекает вода. В областях, где развиты лёссы, деревья находят относительно благоприятные условия для роста на местах встречающихся там песчаных субстратах; последние легко проницаемы для воды и вместе с тем обладают большой влагоемкостью (см. также стр. 142). Деревья растут также на скалах, в трещинах которых собирается вода, однако степные травы там не могут хорошо развиваться. На таких местообитаниях в областях с субаридным климатом деревья имеют преимущества перед злаками, которые нуждаются в почвах, лежащих более мощным слоем. Но «равновесие» между островками леса и участками, занятыми сообществами травянистых растений, все же неустойчивое, и часто даже незначительные преимущества приводят к изменению границ между ними. Так, развитию степи благоприятствуют пожары и выпас скота. Но появление сообществ, подобных саваннам, в степях областей с умеренным климатом и характерными для них лёссовыми почвами невозможно, так как проростки деревьев не в состоянии конкурировать с покрывающими почву травами.

В истинно степной зоне, естественно, никакого древостоя нет. Это обусловлено недостатком влаги в почве летом. Рост деревьев прежде всего ограничен тем, что относительно часто бывают засушливые годы. И если в степях деревья в принципе все же могут расти, как об этом свидетельствуют многочисленные искусственные насаждения (например, защитные лесные полосы в степях европейской части Советского Союза), то из этого отнюдь не следует, что степи могут быть вытеснены лесом. Вероятнее всего, в областях с субаридным климатом деревья еще могут расти на мощных черноземах, если в результате хозяйственной деятельности человека там снижена конкуренция со стороны злаков или полностью отсутствует выпас. Умеренный же выпас, напротив, важен для развития устойчивых степных растительных сообществ. Некогда здесь паслись огромные стада копытных животных (диких лошадей, бизонов, антилоп) и крупные популяции степных грызунов (сусликов, хомяков, мышей). Со временем их все больше вытесняли крупные стада домашних животных.

В местообитаниях на менее мощных черноземах и каштановых почвах постоянные древостои без орошения не сохраняются. В первые годы лесопосадки развиваются хорошо, однако затем из-за все возрастающей транспирации деревья растут все хуже и наконец погибают в засушливые годы. Как показали многочисленные исследования, расход воды на единицу площади растительного покрова в степях существенно меньше, чем в сообществах деревьев и кустарников. Установлено также, что в степных областях, где грунтовые воды расположены неглубоко, под влиянием роста деревьев уровень этих вод постоянно понижается; в итоге влага становится недоступной для деревьев, и они погибают. В общем лесопосадки в степных областях достигают возраста 20—30, редко 40 лет, после чего вода, которую в состоянии использовать деревья, оказывается практически израсходованной. Правда, отдельные деревья могли бы сохраняться и дольше, но они прекращают развитие из-за конкурентных отношений, которые существуют в степных регионах с умеренным климатом.

О первостепенной важности воды для развития растений в степях свидетельствует тот факт, что в конце засушливого лета надземные органы растений степных сообществ почти полностью высыхают. Исчерпывается даже тот запас воды, которым довольствуются степные растения. Но в отличие от деревьев степные растения в состоянии переносить такие крайне неблагоприятные периоды.

Остановимся теперь несколько подробнее на особенностях растительного покрова некоторых степных областей земного шара.



## Восточноевропейские степи

В Восточной Европе при продвижении с севера на юг в классическом виде прослеживается смена зон растительности. До линии Киев — Горький — Казань — Уфа простирается зона смешанных лесов, с юга к ней до линии Кишинев — Харьков — Саратов — Куйбышев — Оренбург примыкает зона лесостепи. Ее сменяет зона настоящих степей, границы которой доходят до северных берегов Черного моря. И наконец, на юго-востоке, в районе от Волгограда до Каспийского моря, расположены опустыненные степи.

В лесостепной зоне на гидрологически благоприятных местообитаниях встречаются островки лесов. Речь идет о деревьях зоны умеренного климата, которые не могут расти в виде отдельных экземпляров на открытых пространствах, а в естественных условиях всегда образуют древостой с сомкнутыми кронами. Преобладают лиственные деревья. Основной вид — дуб обыкновенный (*Quercus robur*), а в числе других вяз пробковый (*Ulmus suberosa*, = *U. minor*), липа сердцелистная (*Tilia cordata*), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*), клен платановидный (*Acer platanoides*), клен татарский (*A. tataricum*), осина (*Populus tremula*), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*) и яблоня лесная (*Malus silvestris*). Из кустарников встречаются орешник-лещина (*Corylus avellana*), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa*) и терновник (*Prunus spinosa*). Местами встречаются также небольшие сосновые и березовые лески. Наземный ярус представлен обычными для таких лиственных лесов травами: пролесником многолетним (*Mercurialis perennis*), подмаренником душистым (*Galium odoratum*), медуницей темной (*Pulmonaria obscura*, = *P. officinalis*), сочевичником весенним (*Orobus vernus*, = *Lathyrus vernus*), копытнем европейским (*Asarum europaeum*), фиалкой удивительной (*Viola mirabilis*), зеленчуком желтым (*Galeobdolon luteum*, = *Lamium galeobdolon*), овсяницей гигантской (*Festuca gigantea*), овсяницей лесной, или высокой (*F. altissima*), осокой волосистой (*Carex pilosa*), а также пролеской сибирской (*Scilla sibirica*, = *S. cernua*).

Эти лесные островки окружены флористически богатыми разнотравными степями, которые в северных, относительно влажных районах характеризуются обилием растений с яркими крупными цветками. Степные злаки здесь отступают на второй план. Образное описание разнотравной степи Курской области в 1926 г. составил В. В. Алехин (цитировано Л. С. Бергом, 1958). Мы приводим его здесь с некоторыми сокращениями.

Самой ранней весной, когда степь еще бурая от прошлогодней травы, первыми зацветают лиловые

анемоны (*Anemone patens*, = *Pulsatilla patens*), крупные колокольчики которых в большом количестве разбросаны по всей степи. В это же время цветет мелкая осока *Carex humilis*, массами покрывающая степь своими дерновинами. Очень скоро, самое большее через неделю, к анемонам присоединяются ярко-желтые золотистые горичветы, и мы постепенно вступаем в другой период, период *Adonis vernalis*; тут же в большом количестве находим фиалки (*Viola hirta* и *V. arenaria*), степной гиацинт (*Hyacinthus leucophaeus*), гусиный лук (*Gagea erubescens*), лапчатки (*Potentilla opaca*, = *P. heptaphylla* и *P. alba*). Непосредственно за фазой горичвета следует фаза первоцвета (*Primula veris*). Указанные два периода — апрельские; в мае же растительность изменяется так: появляются белые анемоны (*Anemone sylvestris*), лиловые ирисы (*Iris aphylla*), желтовато-белые сочевичники (*Orobus albus*); степь уже покрыта сплошным зеленым ковром, по которому разбросаны многочисленные цветущие растения. В конце мая или в начале июня степь имеет нежно-голубой тон от незабудок (*Myosotis sylvatica*), к которым примешивается голубая вероника (*Veronica chamaedrys*) и лиловая вероника (*V. prostrata*). По этому зелено-голубому фону, так как в это время степь сплошь покрыта ярко-зеленой травянистой растительностью, рассеяны ярко-желтые точки от таких растений, как *Senecio campester* — крестовник, *Crepis praemorsa* — скерда и *Ranunculus polyanthemus* — лютик. Наступает начало июня, и степь представляет собой уже совершенно другую картину: господствует темно-лиловый шалфей — *Salvia pratensis*, к которому там и сям присоединяется другой вид шалфея — *Salvia nutans*. Степь издали совершенно лиловая. Несколько позже к единообразному лиловому цвету присоединяются и другие цвета: ярко-желтый (*Tragopogon pratensis* — козлобородник, *Bunias orientalis* — свербига) и белый (*Leucanthemum vulgare*, = *Chrysanthemum leucanthemum* — поповник, *Filipendula hexapetala*, = *F. vulgaris* — таволжанка, *Trifolium montanum* — белый клевер). Этот последний период, продолжающийся в среднем до конца июня и представляющий необычайно красивую и пеструю мозаику различных цветущих растений, вместе с майскими периодами является наиболее красочным и необычайно эффектным. В конце июня шалфей полностью отцветает, причем особенно сильно выступают растения с белыми цветками — поповник, белый клевер и таволжанка, к которым примешивается сине-лиловый оттенок от колокольчиков (*Campanula sibirica* и *C. persicifolia*). Середина июля характеризуется особенно обильным цветением эспарцета *Onobrychis sativa* (= *O. viciifolia*), придающего степи розово-лиловую грязноватую окраску; здесь же немало желтого подмаренника (*Galium verum*), лилового



Прострел раскрытый  
*Pulsatilla patens*

Растения восточноевропейских разнотравных и злаковых (ковыль-ных) степей

короставника (*Knautia arvensis*) и многих других. С середины июля число цветущих растений начинает быстро падать, новых зацветающих видов тоже становится все меньше и меньше. Растительность степи постепенно приобретает все более буроватый оттенок от многочисленных уже высыхающих растений; в это время начинает цвести царь-зелье — *Delphinium rossicum* (= *D. litwinowi*, = *D. cuneatum*), высокие экземпляры которого с сине-голубыми цветками в большом количестве разбросаны по степи. Несколько днями позже к последнему растению присоединяется тоже высокая, красивая чемерица — *Veratrum nigrum* с ее темно-красными длинными соцветиями; здесь мы имеем последний период развития степи (в смысле появления новых растений), так как в дальнейшем новых зацветающих видов мы почти не находим, и степь постепенно прекращает свою вегетацию (в августе наступает период засыхания)<sup>1</sup>.

Ныне эти разнотравные степи, развившиеся на мощных (типичных) черноземах, почти целиком (за исключением территорий нескольких заповедников) распаханы и превращены в полевые угодья. Теперь описанную выше смену цветения разных растений в течение весны и лета можно наблюдать лишь по краям дорог, по межам и на лесных опушках. Островки же лесов в основном сохранились.

Типичные ковыльные степи развиваются на обыкновенных и южных черноземах. С уменьшением мощности богатого гумусом слоя снижается и участие разнотравья в растительном покрове степей. На южных черноземах встречаются только бедные разнотравьем ковыльные степи. На юге Украины все эти степи сейчас также распаханы. Ковыльные степи можно исследовать исключительно на заповедных участках. Один из известнейших степных заповедников — Аскания-Нова — расположен южнее находящегося в нижнем течении Днепра Каховского водохранилища. Здесь южные черноземы контактируют с каштановыми почвами. Описание растительного покрова такой степи привел крупный советский ученый акад. Л. С. Берг:

«В середине марта в степи Аскания-Нова начинает пробуждаться жизнь. В промежутках между дерновинами степных злаков появляются первые весен-

<sup>1</sup> Цитату из работы В. В. Алехина «Растительность Курской губернии» (1926) авторы приводят не только с сокращениями — местами цитирование заменено пересказом; имеются и другие неточности. Поэтому кавычки, отмечающие начало и конец цитирования, в переводе опущены. Подлинный же текст В. В. Алехина по возможности (с учетом купюр, вставок и др.) сохранен.

Адонис весенний  
*Adonis vernalis*

Ветреница лесная  
*Anemone sylvestris*

Ковыль перистый  
*Stipa pennata*

Колокольчик  
персиколистный  
*Campanula persicifolia*

Ковыль волосатик  
*Stipa capillata*

Мятлик луковичный  
*Poa bulbosa*  
var. *vivipara*



ние белые цветы крупки (*Draba verna*, = *Erophila verna*). Одновременно зацветают два вида гусиноного лука (*Gagea pusilla* и *G. bulbifera*) — маленькие лилейные с желтыми цветками. Это весенние эфемерные растения междернинных промежутков. К середине апреля начинает зеленеть живородящий мятлик (*Poa bulbosa* var. *vivipara*); на его метелках вместо цветков появляются маленькие луковичеобразные почки, которые втаптываются скотом в почву и заменяют растению семена. Он массами появляется на сильно выпасаемых целинах. К середине же апреля в пастбищной степи зацветает степная осока (*Carex stenophylla*). Около 20 апреля зацветают красные тюльпаны

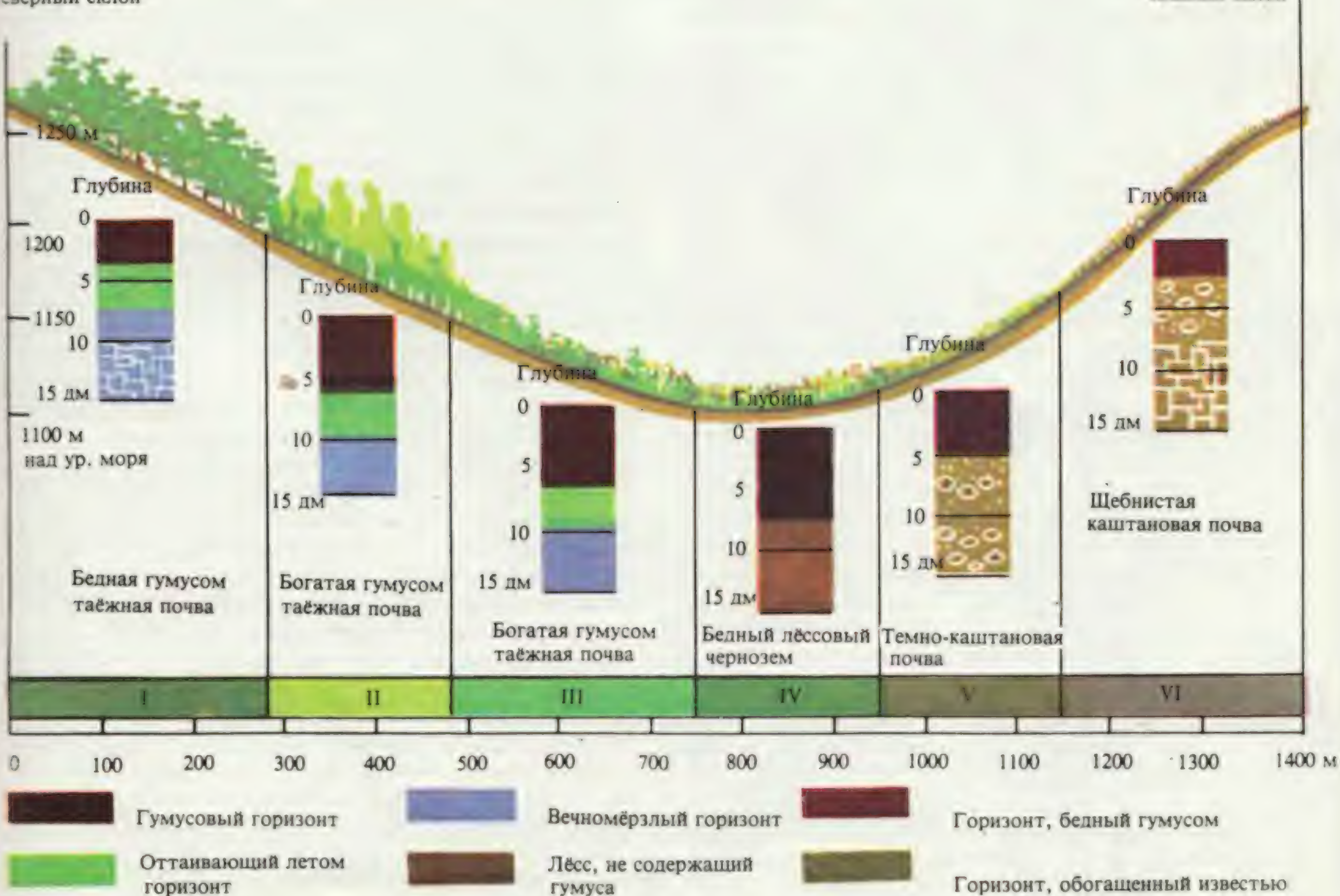
(*Tulipa schrenkii*). Иногда у этого вида бывают желтые цветы, изредка — розовые и др. Попадается и другой тюльпан — с более мелкими желтыми цветами (*Tulipa biebersteiniana*); местами он очень изобилует. Весною степь оживляют петушки (*Iris pumila*) своими разноцветными цветами. Затем весною цветут степная валериана (*Valeriana tuberosa*), лилейное *Ornithogalum tenuifolium*, два астрагала, лютик (*Ranunculus oxyspermus*), гиацинт с грязно-пурпуровыми цветами (*Bellevalia sarmatica*) и др. Основные степные злаки зацветают позже, в мае. Это степная овсяница, или типчак (*Festuca sulcata*), и перистые ковыли (*Stipa lessingiana* и др.). Затем нужно упомянуть тонконог, или келерию (*Koeleria gracilis*), и житняк (*Agropyron cristatum* s. l.). Если с весны было достаточно влаги, степь во время массового развития перистых ковылей представляет необычайно красивую картину. Сплошную серебристо-седую пеленою покрывается в это время степь. Это своеобраз-

Смена растительных сообществ и почв в зоне горной лесостепи Северной Монголии.

I — сосновый лес; II — березовый лес; III — заросли крупного разнотравья с кустарниками; IV — луговая степь; V — злаковая степь; VI — щебнистая степь.

Северный склон

Южный склон





ная пелена из бесчисленных «перьев» ковылей, точно поверхность бесконечного водного простора, колыхается ветром. К середине июня ости перистых ковылей начинают опадать. Степь принимает желтоватую окраску. Если в середине лета в почве есть много влаги, то начинается пышное развитие тырсы (*Stipa capillata*). К концу июля степь покрывается сплошным ковром цветущей тырсы. Этот ковыль в своем обычном положении, то есть со склоненными метелками, доходит взрослому человеку до колен и выше (а вся высота распрямленного куста — в рост человека и даже до 180 см). К осени стебли тырсы желтеют, а ости с зерновками частью опадают, частью закручиваются спирально. К зиме поверхность степи усеяна щеткой прямостоящих стеблей тырсы. Среди стеблей снег набивается более или менее равномерно»<sup>1</sup>.

## Центральноазиатские степи

Еще одна крупная область степи и лесостепи — центральноазиатская — находится в основном в северной и центральной частях Монгольской Народной Республики. К сибирской горной тайге, занимающей самые северные районы этой страны, примыкает зона лесостепи — здесь она представляет собой горную лесостепь, расположенную на высоте 1000—3000 м над уровнем моря (Гобийский Алтай). Злаковые степи встречаются прежде всего на высоких равнинах восточной Монголии. К ним примыкает опустыненная степь, постепенно переходящая в пустыню Гоби (южная часть МНР). Такая зональность растительного покрова хорошо отражается и в зональном расположении почв. Если горная тайга развита на вечномерзлых почвах (таежные мерзлые почвы), то в лесостепи господствуют черноземы и темно-каштановые почвы (отчасти тоже вечномерзлые), в области злаковых степей — каштановые и светло-каштановые, в полупустынях — бурые почвы и, наконец, в центре пустыни Гоби — сероземы.

Степи в целом характеризуются зимним (холодным) и летним (сухим) периодами покоя, причем основное время развития растений приходится на весну, когда влажность почв относительно высока. В Центральной Азии из-за резкой континентальности климата оба периода объединяются, и период покоя

продолжается исключительно долго — с сентября по май. А так как снежный покров зимой практически не образуется и осадки выпадают лишь в июне, короткая весна бывает очень засушливой, и здесь почти нет развивающихся весной однолетников, столь характерных для других степных областей. Самое теплое время года совпадает с основным временем выпадения осадков, поэтому происходит необычное летнее развитие растений. По биоклиматологическим показателям зона лесостепи в Центральной Азии в июле — августе почти не отличается от европейской зоны смешанных лесов. А из-за того, что сухое время года в основном совпадает с самым холодным периодом, климатические условия препятствуют засолению почв. Встречающиеся в лесостепи участки вечномерзлых почв летом гораздо лучше увлажнены, чем можно было бы ожидать, исходя из количества выпадающих осадков (обезвоживание зимой, талые воды и вспучивание грунта летом).

В лесостепях и степях Монголии лишь недавно начали заниматься земледелием, и пока лишь небольшая часть почв превращена в пашни. Это позволяет и сейчас исследовать степные растительные сообщества и их экологию в практически идеальных условиях. Особенно большое экологическое, а соответственно и флористическое многообразие обнаруживается в лесостепной зоне. В этих горных районах прохладные и влажные северные склоны с вечномерзлыми почвами покрыты лесами. На восточных и западных склонах, отчасти и в долинах на черноземах развиваются луговые степи, а на щебнистых почвах южных склонов — щебнистые степи. Каштановые почвы склонов долин и высоких террас покрыты злаковыми степями. И наконец, на увлажняемых грунтовыми водами низинах образуются вечномерзлые болота с буграми (результат вспучивания); такие болота очень напоминают заполярные тундры. В горной лесостепи последовательная смена растительных сообществ и почв от северного склона к южному в известной мере отражает чередование зон растительности на больших пространствах северного полушария, но здесь хвойный и лиственный леса, высокотравье с кустарниками, луговые, злаковые и щебнистые степи сменяют друг друга в пределах небольшой территории (см. схему).

На северных склонах растут небольшие леса, в состав которых входят сосна обыкновенная, или лесная (*Pinus sylvestris*), лиственница сибирская (*Larix sibirica*), береза плосколистная (*Betula platyphylla*) и осина (*Populus tremula*). Ярус кустарников представлен разными видами спирей, главным образом спиреей водосборолистной (*Spiraea aquilegifolia*). Уже в мае сосновые леса украшает цветущий рододендрон даурский (*Rhododendron dahuricum*). В ярусе

<sup>1</sup> Л. С. Берг заимствовал характеристику южной целинной черноземной степи заповедника Аскания-Нова у И. К. Пачоского (1917) и М. С. Шалыта (1938). Авторы предлагаемой книги привели цитату с многочисленными купюрами, которые сохранены и в переводе. Однако текст цитаты максимально приближен к тексту книги Л. С. Берга (Географические зоны Советского Союза, т. II. — М.: 1952, с. 48—50).



травянистых растений обращает на себя внимание обилие грушанки красной (*Pyrola incarnata*) с крупными цветками. В более влажных березовых лесах в начале июня распускаются золотистые цветки купальницы азиатской (*Trollius asiaticus*) и белые цветки многоцветковой ветреницы нарциссовой (*Anemone narcissiflora*). В конце июня открываются крупные красные цветки одного из видов пиона — марьяна корня (*Paeonia anomala*).

На значительных участках горных долин и в виде своеобразных опушек вокруг островков леса широко распространены заросли высокотравья с кустарниками. Вблизи лесов они представляют собой вторичные лесные растительные сообщества, обязанные своим происхождением выпасу и пожарам; при отсутствии этих факторов на месте кустарников может восстановиться лес. Благоприятный водный режим таких местообитаний (вечномерзлый грунт) способствует пышному развитию растительного покрова. Негустые и невысокие заросли кустарников из курильского чая мелколистного (*Dasiphora parvifolia*), шиповника иглистого (*Rosa acicularis*) и видов кизильника (*Cotoneaster*) чередуются с похожими на луга участками. Ранней весной (середина — конец мая) вегетационный период «открывает» прострел желтеющий (*Pulsatilla flavescens*) со светло-желтыми, почти с ладонь цветками. Обилие крупных желтых цветков на больших площадях — один из красивейших аспектов (преобладающей окраски) растительного покрова лесостепной зоны на севере Монголии. С конца мая многие горные склоны становятся синими от цветков касатика русского (*Iris ruthenica*). Лишь с середины июня начинается пышное цветение высоких трав: образующего голубые цветки бубенчика узкоцветкового (*Adenophora stenanthina*), живокости губоцветной (*Delphinium cheilanthum*), герани луговой (*Geranium pratense*), борца бородатого (*Acönitum barbatum*) с желтыми цветками, змееголовника Руйша (*Dracoscephalum ruyschiana*) с темно-синими цветками, белоцветкового василисника малого (*Thalictrum minus*), синюхи голубой (*Polemonium coeruleum*) с голубыми цветками и кровохлебки аптечной (*Sanguisorba officinalis*), имеющей головки красных цветков. Доля злаков в таком растительном сообществе часто не превышает 25%.

На восточных и западных склонах, влажность почв которых несколько ниже, а также в глубоких долинах, где грунтовые воды не подходят близко к поверхности, на маломощных (бедных) черноземах образуются луговые степи. Они не имеют собственных, характерных только для них видов растений: их

Растения сосновых и березовых лесков и горного высокотравья центральноазиатских степей и лесостепей

Грушанка красная  
*Pyrola incarnata*



Купальница азиатская  
*Trollius asiaticus*



Рододендрон  
даурский  
*Rhododendron  
dahuricum*



Касатик русский  
*Iris ruthenica*



Пион Марьян корень  
*Paeonia anomala*  
(сильно уменьшено)

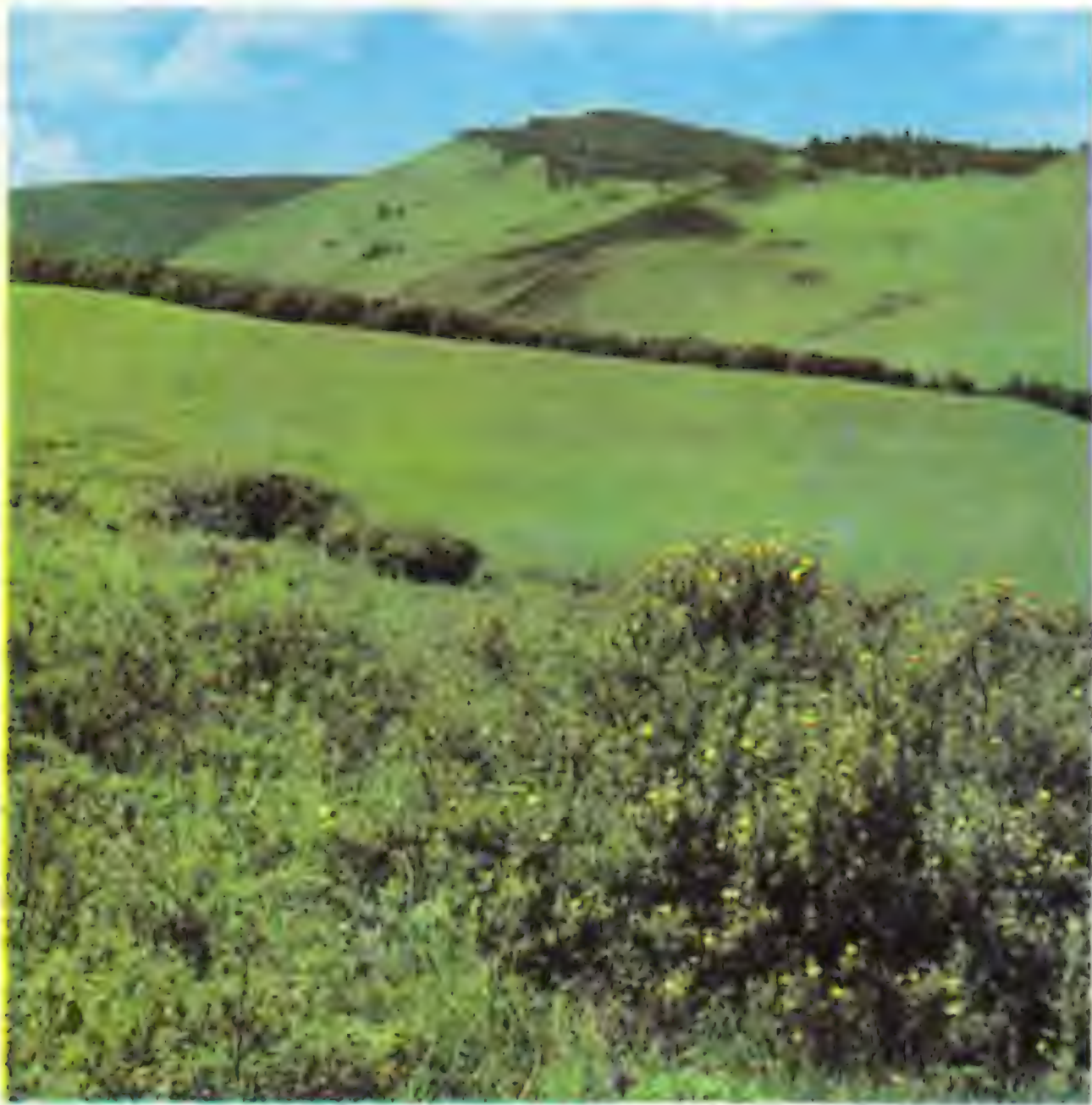


Прострел желтеющий  
*Pulsatilla flavescens*

Синюха голубая  
*Polemonium  
coeruleum*







Горная лесостепь северной Монголии.

Южные склоны покрывает степь; северные склоны заняты сосновыми и березовыми лесами; восточные и западные склоны покрыты луговыми степями с кустарниками. На переднем плане курильский чай мелколистный (*Dasiphora parvifolia*).



Сильно потравленная скотом луговая степь, обильно поросшая горькой на вкус полынью холодной (*Artemisia frigida*)

растительный покров состоит из представителей горного высокотравья и злаковых степей. Продуктивность таких степей составляет 1000—2500 кг сухой массы на 1 гектар, то есть ниже, чем продуктивность зарослей высокотравья (2000—5000 кг/га), но все-таки выше продуктивности злаковых степей (500—1000 кг/га). Доля в травостое злаков составляет примерно 50%. На местообитаниях, занятых луговыми степями, деревья, конечно, развиваться не могут.

По сравнению с зарослями горного высокотравья и растительным покровом щебнистых степей луговые степи не столь красочны. В середине лета их вид определяется грязно-белыми соцветиями зопника клубненосного (*Phlomis tuberosa*) — крупного растения из семейства губоцветных. Очень красива растущая в степях лилия узколистная (*Lilium tenuifolium*). Территории, занятые луговыми степями, даже если они и остались нераспаханными, интенсивно используются как пастбища, поэтому их растительный покров из-за выпаса скота во многих местах претерпел сильные изменения (см. рисунок). Преимущественное развитие получили ядовитые, горькие, колючие, богатые железками и сильно опушенные растения. В тех местах, где последствия интенсивного выпаса еще не слишком велики, появляется стеллера карликовая (*Stellera chamaejasme*) —

цветущее светло-розовыми цветками растение из семейства волчниковых (*Thymelaeaceae*). При более интенсивном выпасе доминантами становятся горькая на вкус полынь холодная (*Artemisia frigida*), шерстисто-опушенный эдельвейс бледно-желтый (*Leontopodium campestre*, = *L. ochroleucum* var. *campestre*), покрытый железистыми волосками и цветущий пурпурно-красными цветками остролодочник железистый (*Oxytropis glandulosa*), а также образующие голубые цветки горечавка лежащая (*Gentiana decumbens*) и живокость крупноцветковая (*Delphinium grandiflorum*).

Наиболее широко распространены в Центральной Азии злаковые степи, встречающиеся исключительно на каштановых почвах. И если южные злаковые степи на светло-каштановых почвах пригодны только для экстенсивного пастбищного животноводства, то северные злаковые степи на обычных и темно-каштановых почвах с успехом могут быть использованы под пашни. В таких растительных сообществах безраздельно господствуют злаки, отсюда их монотонная серо-зеленая окраска. Характерно, что часто на больших площадях преобладает какой-либо один вид злаков: ковыль Крылова (*Stipa krylovii*), тонконог тонкий (*Koeleria gracilis*), пырей гребневидный (*Agropyron pectinatum*, = *A. pectiniforme*), вострец ложно-



пырейный (*Aneurolepidium pseudoagropyron*), мятлик кистевидный (*Poa botryoides*) или осока твердоватая (*Carex duriuscula*).

Снежный покров в этих степях невелик или вовсе отсутствует; а из-за того, что сильные холода наступают сразу, растения в конце вегетационного периода оказываются как бы «свежезамороженными» и выпас можно производить и зимой. В середине мая начинают цвести некоторые травы, образующие прикорневые розетки листьев, и растения-подушки (геофиты), растущие на сухих легких почвах: прострел Турчанинова (*Pulsatilla turczaninowii*) с фиолетовыми цветками, касатик тигровый (*Iris tigrida*) с синими цветками, лапчатка бесстебельная (*Potentilla acaulis*), у которой желтые цветки, проломник седой (*Androsace incana*) с молочно-белыми цветками и круглоспинник обратнойцевидный (*Amblynotus obovatus*), распускающий небесно-голубые цветки. Ранним летом степь часто становится золотисто-желтой от соцветий термопсиса ланцетного (*Thermopsis lanceolata*) и крупных блестящих цветков цимбарии даурской (*Cymbaria dahurica*). В середине лета внешний вид степи определяют цветущие злаки; местами среди них виднеются желтые цветки подмаренника настоящего (*Galium verum*), голубые — вероники седой (*Veronica incana*), а также видов гвоздики и астры

и белые пушистые соцветия эдельвейса. Ближе к осени виды полыни (*Artemisia*) окрашивают степь в серо-зеленые тона.

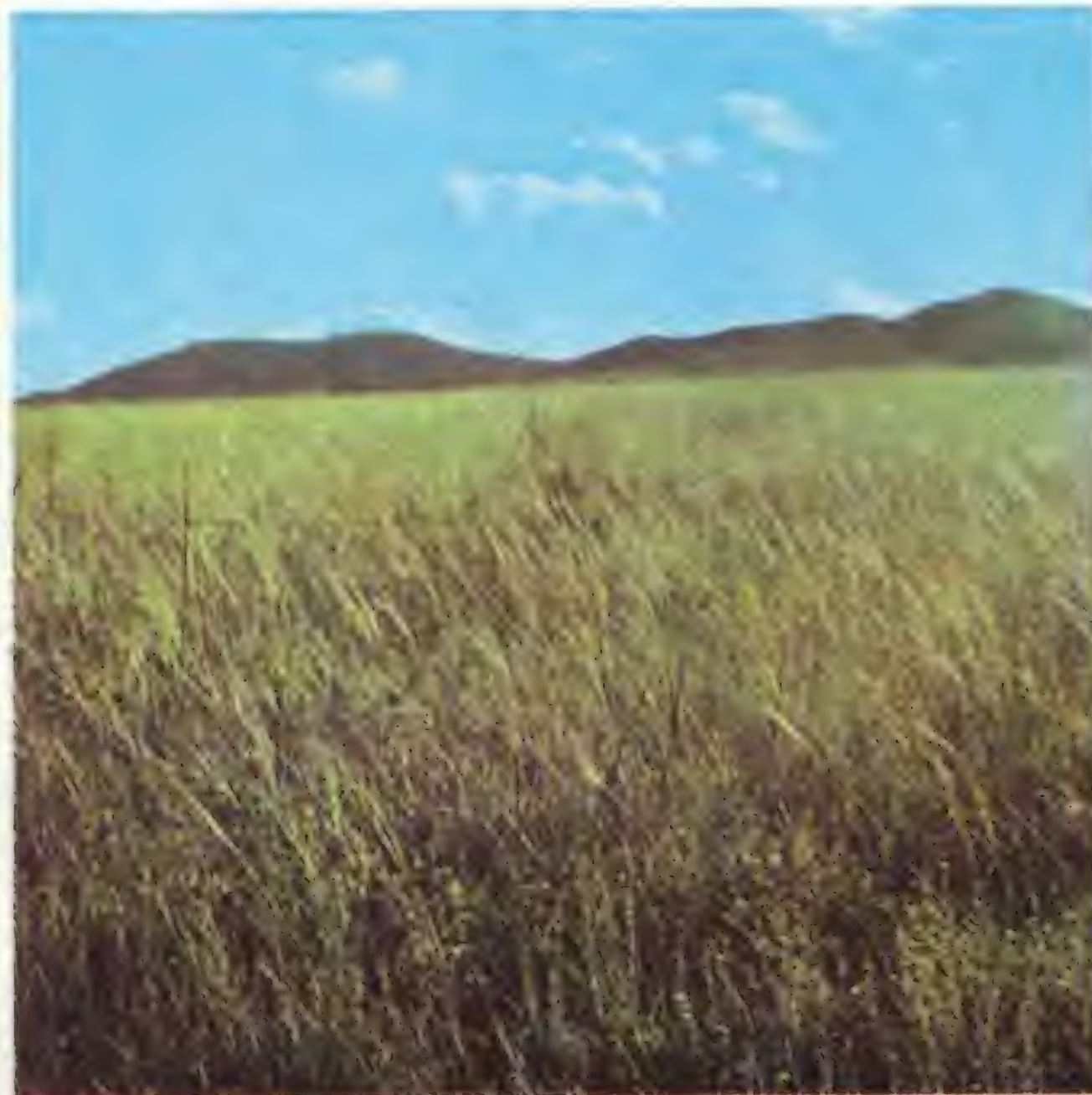
В заключение несколько слов о щебнистых степях, развивающихся главным образом в зоне горной лесостепи на маломощных, богатых щебнем почвах склонов южной экспозиции. В их несомкнутом растительном покрове преобладают травянистые растения и полукустарники. Злаки здесь находятся в подчиненном положении, так как их сильно разветвленные корневые системы нуждаются в более тонкозернистых почвах. В зависимости от высотного положения, коренных почвообразующих пород, мощности почв и содержания в них гумуса, а также от интенсивности выпаса растительный покров щебнистых степей обнаруживает разный видовой состав. Эти степи — самые красочные растительные сообщества северных районов Центральной Азии. С весны до середины лета здесь сменяются аспекты, обусловленные цветением тех или иных растений; иногда эта смена происходит даже каждую неделю. Но продуктивность щебнистых степей очень мала: всего 100—700 кг сухой растительной массы на 1 гектар в год.

Весенние аспекты цветения в щебнистых степях подобны тем, что бывают в злаковых степях, где,

Центральноазиатская луговая степь с лилией узколистной (*Lilium tenuifolium*), зонником клубненосным (*Phlomis tuberosa*) и подмаренником настоящим (*Galium verum*).



Центральноазиатская злаковая степь с ковылем волосатиком (*Stipa capillata*).





однако, видовое разнообразие больше. Характерны прилегающие к почве бледно-желтые цветущие подушки остролодочника дерновинного (*Oxytropis caespitosa*). В начале июня щебнистые степи украшают бросающиеся в глаза красные и желтые соцветия мытников (*Pedicularis rubens* и *P. flava*). В конце июня появляются крупные красные корзинки рапонтикума одноцветкового (*Rhaponticum uniflorum*, = *Centaurea monanthos*), а скалы желтеют от цветущего цельнолистника даурского (*Haplophyllum dahuricum*). Поздней осенью обширные пространства щебнистых степей становятся желтым морем соцветий нителистника сибирского (*Filifolium sibiricum*, = *Tanacetum sibiricum*); из расщелин скал поднимаются длинные желтые колосья горноколосника колючего (*Orostachys spinosa*). Последним цветет фиолетовыми цветками гониолимон красивый (*Goniolimon speciosum*).

## Североамериканские прерии

В степных областях Северной Америки, известных под названием прерий, температура понижается с севера к югу, а количество осадков уменьшается с востока на запад (см. климатодиаграммы на стр. 162 и 163). Этими факторами и обусловлено существование многих типов прерий.

Используемая для земледелия прерия близ Скалистых гор



В отличие от евросибирских степей в североамериканских прериях растут тропические и субтропические поздно цветущие злаки, например некоторые виды бородача (*Andropogon*) и проса (*Panicum*). Причина — в отсутствии горных хребтов, которые отделяли бы прерии от южных зон растительности. В растительном покрове прерий господствуют крупнодерновинные злаки; на востоке, где выпадает много дождей, они вырастают высокими, а на западе остаются низкорослыми. По высоте этих злаков североамериканские прерии делят на три основные зоны (с севера на юг): высокотравную, смешанную (прерию рослых и низких злаков) и низкотравную прерии.

В высокотравной прерии, которую называют также настоящей прерией, выпадает 600—1000 мм осадков в год, и здесь могли бы расти деревья. Но из-за сильной конкуренции со стороны крупных злаков, а также из-за естественных и вызываемых человеком пожаров и — не в последнюю очередь — из-за того, что здесь паслись огромные стада бизонов, те всходы деревьев, которые появлялись, погибали, создавая тем самым лучшие условия для развития сообществ травянистых растений. Почвы в высокотравных прериях увлажнены по всей глубине, вплоть до грунтовых вод; корни злаков уходят вниз на 2,5 м. Обогащенных известью горизонтов, типичных для черноземов, здесь нет. Почвы очень плодородны, поэтому почти все они уже в прошлом столетии были распашаны.

В зависимости от влажности почв и рельефа местности высокотравные прерии в свою очередь делятся на три типа. В прериях плоскогорий доминирует бородач *Andropogon scoparius*, листья которого достигают 30—40 см в длину, а соцветия — 50—100 см в высоту. Он растет вместе с другими злаками: *Stipa spartea*, *Sporobolus heterolepis*, *Bouteloua curtipendula*, *Agropyron smithii* и *Koeleria cristata*. В прериях низменностей, лучше обеспеченных водой, встречаются еще более высокие злаки. Так, у бородача *A. gerardi* листья бывают длиной от 0,5 до 1 м, а соцветия поднимаются вверх на 1,5—2 м. В прериях этого типа растут также *Sorghastrum nutans*, *Panicum virgatum* и *Elymus canadensis*. Наконец, в сырых низинах обитают злаки с листьями длиной более 2 м и соцветиями, достигающими 3 м в высоту; к их числу относится злак *Spartina pectinata*, предпочитающий засоленные почвы. Но степные участки со столь высокими злаками сохранились до нашего времени только в низинах вдоль речных берегов.

Растения луговых, злаковых и щебнистых степей Центральной Азии



Горечавка лежачая  
*Gentiana decumbens*



Лилия  
узколистная  
*Lilium  
tenuifolium*



Термопсис ланцетный  
*Thermopsis lanceolata*



Цимбария даурская  
*Cymbaria dahurica*



Вероника седая  
*Veronica incana*



Прострел  
Турчанинова  
*Pulsatilla turczaninorii*

Зопник  
клубненосный  
*Phlomis, tuberosa*



Мытник желтый  
*Pedicularis flava*



Стеллера карликовая  
*Stellera chamaejasme*



Цельнолистник даурский  
*Harpophyllum dahuricum*



Мытник краснеющий  
*Pedicularis rubens*



Рапontiкум одноцветковый  
*Rhaponticum uniflorum*

Горноколосник колючий  
*Orostachys spinosa*



Гониолимон красивый  
*Goniolimon speciosum*





Подобно восточноевропейским и центральноазиатским луговым степям, настоящие прерии богаты разнотравьем; здесь также хорошо прослеживается смена аспектов цветения. Из-за того что здесь не бывает ясно выраженного засушливого периода (если не принимать во внимание годы с экстремальными климатическими проявлениями), для настоящих прерий типичны и позднелетние аспекты цветения. В начале сентября большинство растений завершает свое развитие. В целом для прерий характерно большее видовое разнообразие растений, чем для евроазиатских и азиатских степей.

К восточному краю прерий примыкает соответствующая лесостепи Восточной Европы прерия с дубовым лесом. Из древесных пород здесь господствует дуб крупноплодный (*Quercus macrocarpa*); очень толстая пробка защищает его от огня, поэтому пожары ему не страшны. В районах, пограничных с лесами, сообщества травянистых растений покрывают прежде всего относительно сухие возвышенные участки; в прерию леса заходят по поймам рек. Из других деревьев этой переходной между лесом и прерией зоны назовем липу американскую (*Tilia americana*), ясень пенсильванский (*Fraxinus pennsylvanica*), два вида вяза — вяз американский, или белый (*Ulmus americana*), и вяз ржавый (*U. fulva*), платан западный (*Platanus occidentalis*) и клен серебристый (*Acer saccharinum*). По оврагам некоторые деревья особенно глубоко внедряются в открытую прерию; это в первую очередь клен ясенелистный, или американский (*Acer negundo*), тополь дельтовидный, или канадский (*Populus deltoides*), и несколько видов ивы (*Salix*).

Смешанная прерия, как о том свидетельствует ее название, представляет собой промежуточную ступень между настоящей прерией и прерией низкотравной. Здесь преобладают главным образом черноземы; корни растений пронизывают их до глубины 1 м. Интенсивный выпас скота способствует исчезновению высоких злаков (и прежде всего — *Andropogon scoparius*); тем самым становится возможной деградация, то есть превращение смешанной прерии в низкотравную. Из низких злаков доминируют *Bouteloua gracilis* и *B. hirsuta*. Разнотравья значительно меньше, чем в настоящей прерии. Зона смешанных прерий также почти вся распахана.

Прерия низкотравная, напротив, используется для выпаса скота. Почвы здесь каштаново-коричневые, с маломощным гумусовым горизонтом; уже на глубине 25—50 см находится горизонт, обогащенный известью. Климат в этой зоне аридный. Низкий злак, называемый бизоньей травой (*Buchloe dactyloides*), обычно образует сомкнутый покров. Часто встречается и *Bouteloua gracilis*. Разнотравья очень немного, так что видовое разнообразие растений этих



Канадская прерия в районе, пограничном с областью лесов. На переднем плане пасущиеся бизоны.

прерий невелико. При очень интенсивном выпасе скота здесь обильно расселяются опунции (кактусы), и пастбища обесцениваются.

## Южноамериканская пампа

Четвертая крупная область степей — пампа Южной Америки — занимает в восточной части Аргентины площадь около 0,5 млн. км<sup>2</sup>. К этому естественному сообществу травянистых растений с севера и запада примыкают саванны, местами переходящие в полупустыни, а с востока — соответствующая лесостепи пампа с деревьями. В отличие от степей и прерий северного полушария в пампе нет холодных зим. Лишь изредка в зимние месяцы бывают морозы. Благоприятный температурный режим сочетается со значительным количеством осадков: 500—1000 мм в год (см. климатодиаграмму Буэнос-Айреса на стр.162). Поэтому вызывает удивление тот факт, что в пампе, как и в настоящей прерии, отсутствуют деревья. И если прежде считалось, что пампа безлесна не по своей природе, а стала такой в результате хозяйственной деятельности человека и в первую очередь из-за преднамеренных выжиганий, которые в свое время проводили индейцы, то новейшие исследова-





Аргентинская пампа, деградировавшая под влиянием чрезмерного выпаса

ния все более свидетельствуют о естественном степном характере растительного покрова этих богатых осадками областей. На росте деревьев весьма неблагоприятно сказываются регулярно повторяющиеся засушливые периоды, а также наличие сильно уплотненных (глинистых) подпочвенных горизонтов. Именно поэтому деревья не смогли выдержать естественной конкуренции злаков, которые к тому же меньше страдали от выпаса. Деревья здесь растут только на неуплотненных почвах и на склонах террас в долинах рек. Для пампы, расположенной преимущественно на равнинах, очень характерны многочисленные бессточные озера и мелкие озёрки; некоторые из них летом высыхают. Вода в таких понижениях имеет щелочную реакцию, и происходит накопление соды. Вот почему почвы, имеющие связь с грунтовыми водами, в большей или меньшей мере осолонены, как и в евроазиатских степных областях.

Современная пампа — относительно плотно заселенный регион с развитым земледелием и животноводством. Не удивительно, что первоначальный рас-

Древесные породы лесостепи, находящейся у восточного края североамериканской прерии





тительный покров едва ли где-нибудь сохранился. Заповедников типа известных в степях Восточной Европы и североамериканских прериях здесь нет. Существовавший ранее растительный покров северной пампы; где дождей выпадает много, представлял собой сообщества флористически богатых ковыльных степей. Преобладали злаки, достигавшие почти полутораметровой высоты. Назовем основные из них: ковыли *Stipa neesiana* и *S. papposa*, относящиеся к подсемейству просовых представители родов *Piptochaetium*, *Panicum* и *Paspalum*, бородач *Bothriochloa (Andropogon) lagurioides*, костер *Bromus unioloides*, трясунка *Briza triloba*, перловник *Melica rigida*, мятлик *Poa lanigera* и полевица *Eragrostis lugens*. Трав, которые не относились бы к семейству злаков, в этих степях было немного; по преимуществу это были растения, либо образующие прикорневые розетки листьев, либо относительно невысокие (не более 30 см).

В сентябре — октябре, то есть в весенние месяцы южного полушария, развитие растительного покрова пампы начиналось с появления новых листьев у злаков и с цветения однолетних, а также многолетних растений, переживавших неблагоприятное время года в виде подземных органов. К их числу относи-

лись главным образом представители семейств лилейных и ирисовых. В ноябре — декабре аспект (внешний вид) растительного покрова, достигавшего к тому времени максимального развития, определяли ковыли. В разгар лета (в январе — феврале) наступал период относительного покоя; листья желтели. Но уже в марте растительный покров снова «оживал» благодаря развитию поздно цветущих растений, в первую очередь бородача, после чего происходил постепенный переход к периоду зимнего покоя.

Южная пампа прежде всего характеризуется господством кустовых, или крупнодерновинных, злаков (типа травы туссок). Такие растения типичны для травянистых сообществ южного полушария, где зимы мягкие. В южной пампе кустовые злаки образуют (особенно заметно это у ковылей *Stipa brachychaeta* и *Stipa trichotoma*) «кусты» метровой высоты, в которых наряду с зелеными живыми листьями долго сохраняются старые жесткие, отмершие. Поэтому такие пампы никогда не кажутся покрытыми свежей зеленью. Сейчас южная пампа распахана, на ней растут преимущественно культурные злаки, а также многочисленные сорняки, не поедаемые пасущимся скотом.



# Сообщества склерофилов в областях с зимними дождями

При поездке на юг Европы весьма впечатляет резкое изменение растительного покрова в южных Альпах. Швейцарский ботаник Христ описал его очень выразительно: «При выходе из горной теснины, словно по мановению волшебной палочки, перед вами открывается все богатство южной природы; особенно это бросается в глаза в ущелье Изелле близ Варцо, где бесчисленные скалы и крутые обрывы резко сменяются ландшафтом в стиле Тициана — местностью с множеством пестрых селений и изобилием каштановых рощ». Здесь речь идет о растительности районов, лишь примыкающих к Средиземноморью; по другую сторону Апеннин растительный покров флористически значительно богаче.

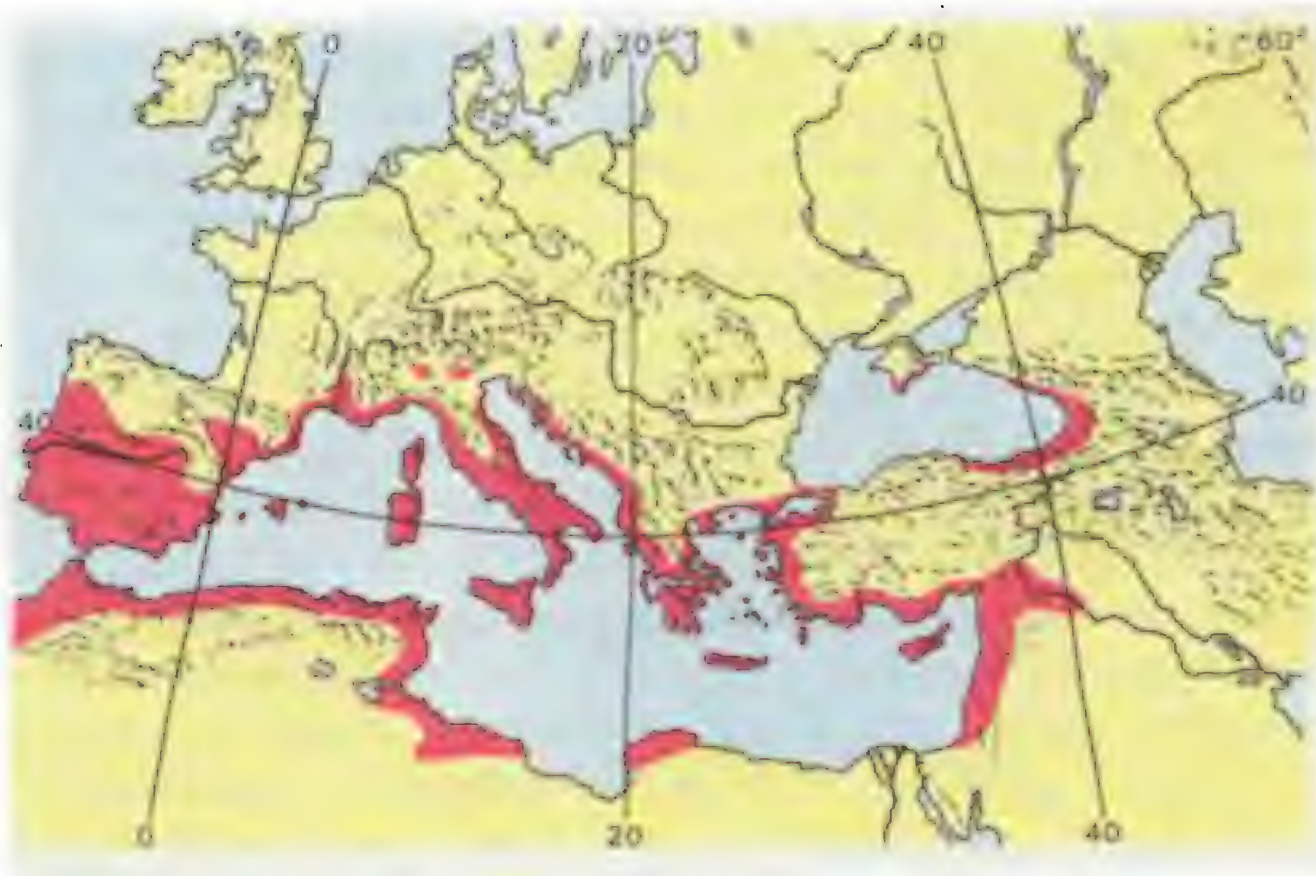
Не следует забывать, что почти весь растительный покров Средиземноморской области (несмотря на обилие видов) сформировался под влиянием человека. Едва ли растительность какой-либо другой области испытала на себе столь сильное антропогенное воздействие. Средиземноморье ярко свидетельствует о том, как может измениться природа в результате хозяйственной деятельности людей. Лучшие почвы давно освоены, а неокультуренные площади подверглись сильному изменению под влиянием вырубки лесов, выпаса (главным образом, коз) и пожаров. Потребность в древесине была столь велика, что уже не могла быть покрыта естественным приростом вечнозеленых лесов; в прошлом использовались даже корни деревьев. Со временем леса были сведены, так как их возобновления не происходило из-за выпаса скота. За этим последовала эрозия почв, и некогда плодородная местность нередко превращалась в настоящую каменистую пустыню. Сейчас естественных лесов здесь практически не сохранилось, встречаются лишь заменяющие их растительные сообщества или леса, находящиеся на разных стадиях деградации.

Ландшафты того же типа, что и в Средиземноморье, имеются и в других регионах земного шара; во всех случаях речь идет о давно окультуренных областях — будь то районы американского штата Калифорния, Австралии, Чили или Капской области. Но в силу исторических причин интенсивность воздействия со стороны человека на растительный покров не всюду была одинаковой. Как следствие вырубок, выпаса скота и выжигания лесов возника-

ли заросли кустарников (маккия, чапараль, фінбош). Еще более интенсивное использование приводило к образованию кустарничковых пустошей и заросших травами территорий. А уже эти растительные сообщества местами превращались в лужайки, покрытые лишайниками, мхами и однолетними цветковыми растениями, или даже совсем разрушались, оставляя скалы обнаженными.

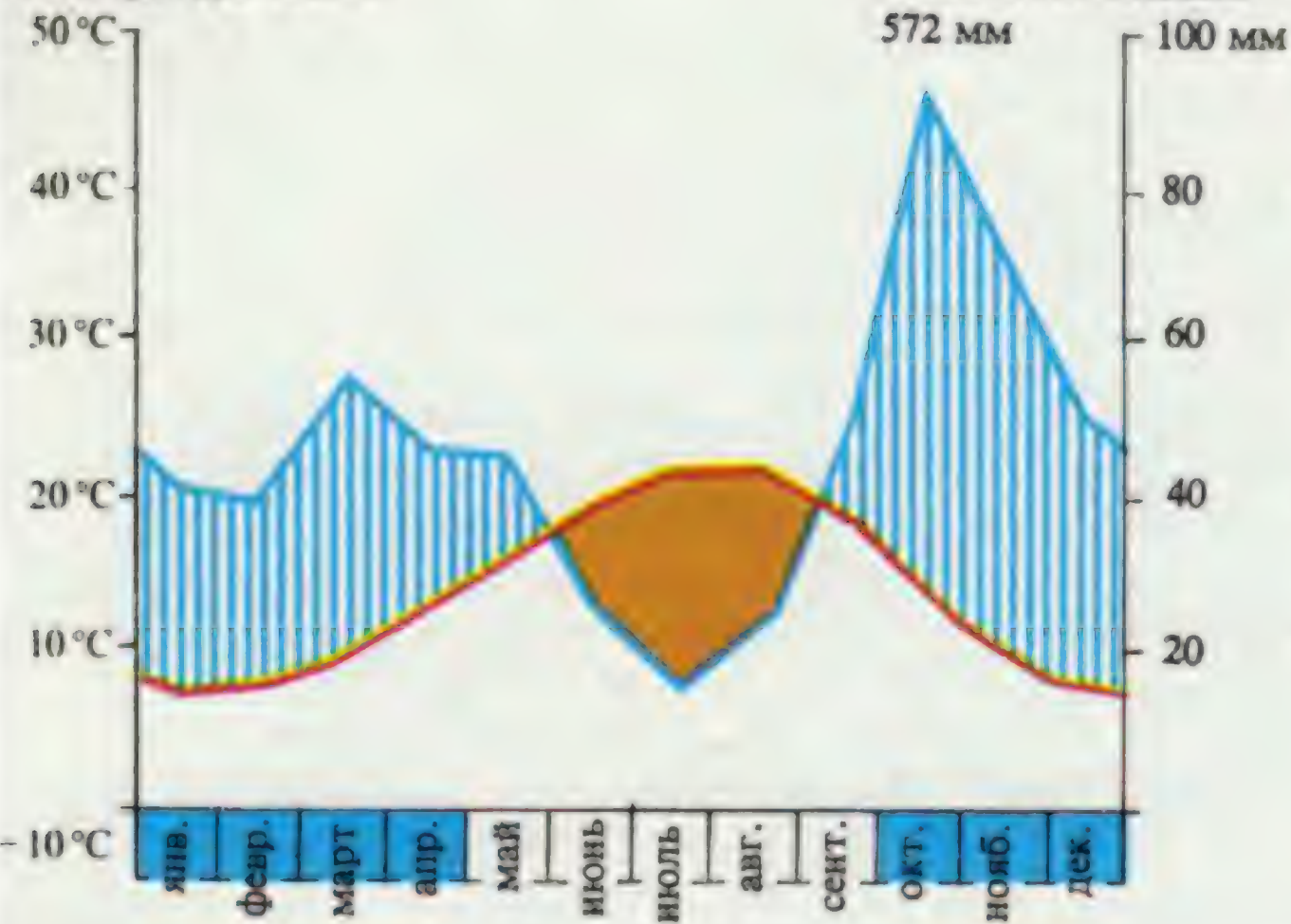
Во всех районах Земли, которым свойственны сообщества склерофилов, древесные растения обычно представляют собой низкие деревья или кустарники; последние развиваются, главным образом, на удаленных от моря территориях. Обычно средней величины, часто кожистые листья таких вечнозеленых растений обнаруживают признаки явного приспособления к перенесению сухости, в результате чего и возникает жестколистность, или склерофилия. Она защищает от излишнего испарения влаги; этой же цели служат встречающиеся у многих растений опушение, мелколистность и превращение листьев в хвоинки, образование прутьевидных ветвей, а также выработка эфирных масел. Летом жестколистные деревья и кустарники переживают период покоя, однако особых приспособлений для этого они не имеют. В таких областях широкое распространение получили травянистые растения с подземными клуб-

Ареал оливы (*Olea europaea*) в Средиземноморской области



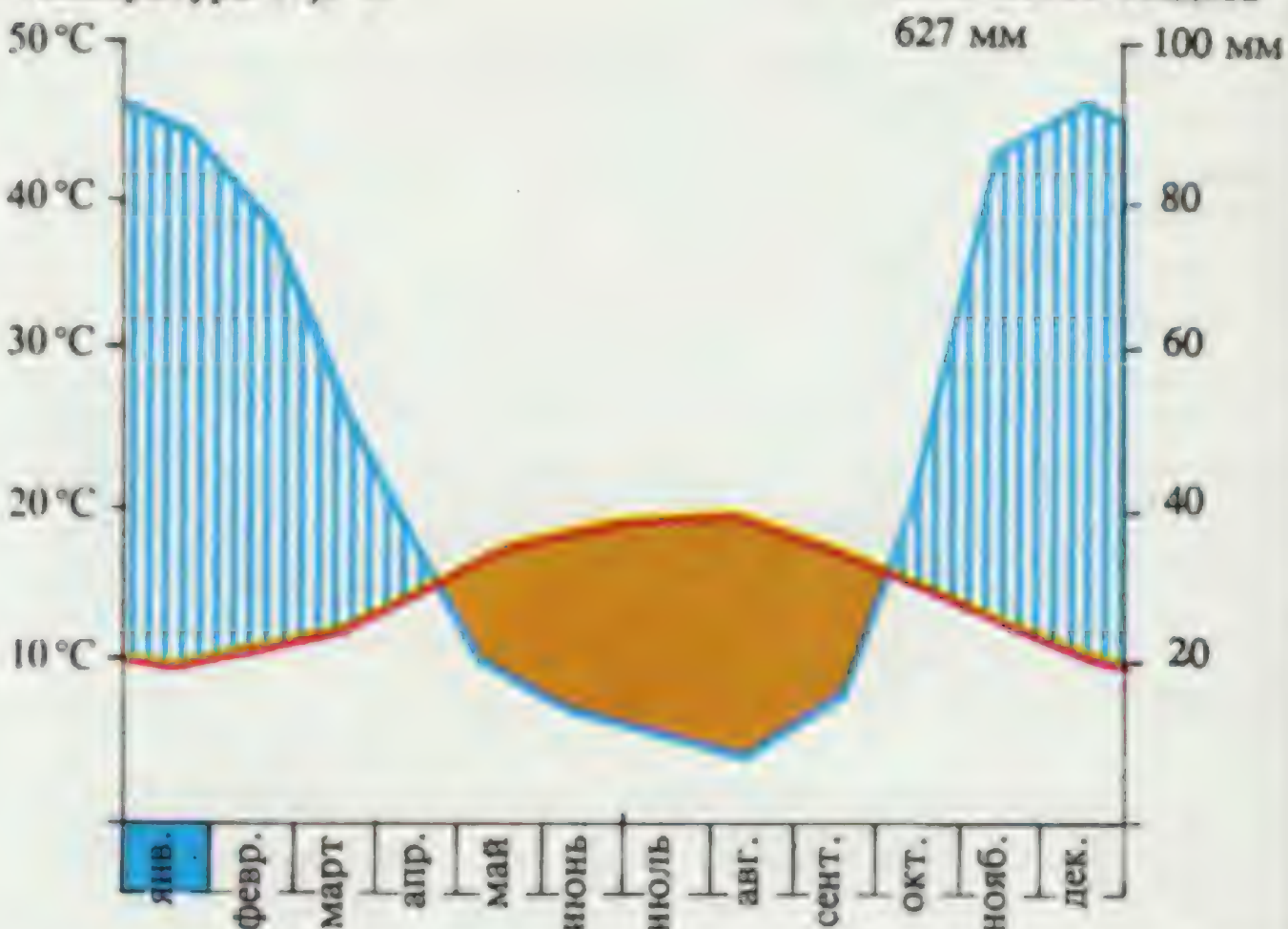


Среднегодовая температура 14,2°C



Марсель /75 м/, Франция

Среднегодовая температура 17,3°C



Кейптаун /12 м/, ЮАР

Климатические диаграммы, характеризующие области распространения сообществ жестколистных растений (Средиземноморье, Капская область, Чили и Калифорния)

нями, луковцами и корневищами (геофиты), заканчивающие развитие до летней засухи, а также многочисленные однолетние растения.

**Распространение сообществ склерофилов.** Эти сообщества встречаются в областях, где летом жарко, а зимы мягкие; области с такими климатическими условиями характерны для западных частей разных континентов примерно на одинаковых географических широтах (см. карту на стр. 90—91). Эталонным принято считать Средиземноморье. Распространение свойственной этой области растительности в основном соответствует ареалу оливы, или оливкового дерева. Из-за того что в Средиземноморье количество осадков уменьшается с запада на восток, сообщества склерофильных растений здесь в разных местах граничат с разными фитоценозами. Так, на западе (на атлантических островах) они контактируют с лавровыми лесами, а на востоке (в Малой Азии) — с сухими степями Анатолийского плоскогорья. В южных районах Средиземноморской области осадков выпадает меньше, чем в северных, поэтому на севере (в Европе) растительные сообщества Средиземноморья примыкают к летнезеленым лиственным лесам, а на юге (в Африке) — к пустыне.

В Капской области распространение растительных сообществ склерофилов ограничено крайним юго-

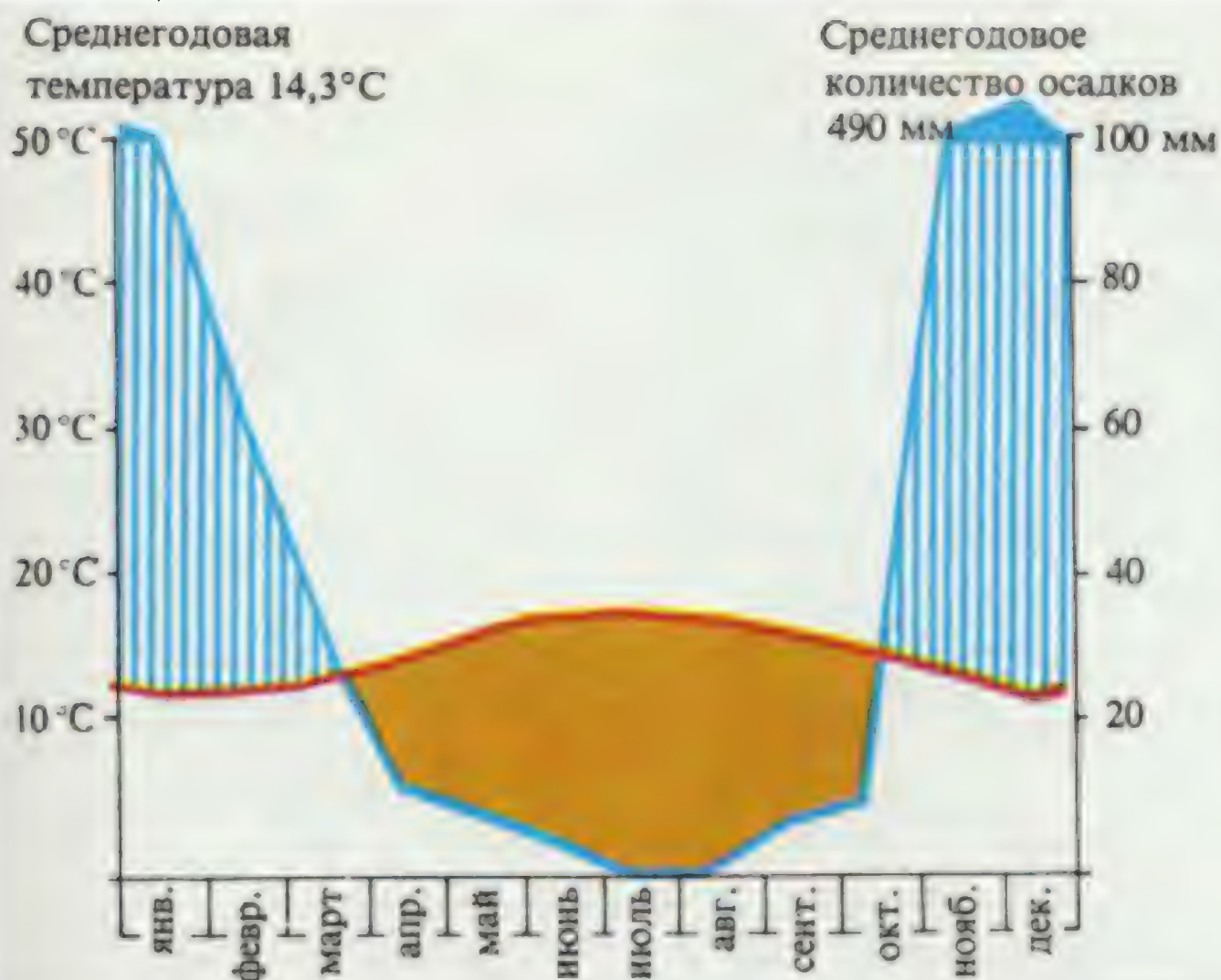
западом; на севере они переходят в пустыню Карру, а на востоке граничат с умеренно теплой влажной зоной вечнозеленых лесов. В прилегающих к Тихому океану районах Северной Америки они особенно хорошо представлены на Калифорнийском побережье между Ванкувером и Нижней Калифорнией. При этом климат становится здесь все более сухим с севера на юг и с запада на восток — до предгорий (Каскадные горы, Сьерра-Невада, Сан-Бернардино) или пустынь (Долина смерти, плато Колорадо). Изолированная область распространения склерофилов существует в горах Аризоны.

Калифорнийской области сообществ склерофильных растений соответствует аналогичная область в Чили, расположенная почти в тех же широтах — между 31 и 37° ю. ш. От восточной части Южной Америки ее полностью изолируют Анды. Протянувшаяся почти на 4300 км чилийская зона сообществ склерофилов на севере граничит с пустыней, для которой характерны колючие кустарники и суккуленты, а на юге — с умеренно теплой областью лесов из южного бука.

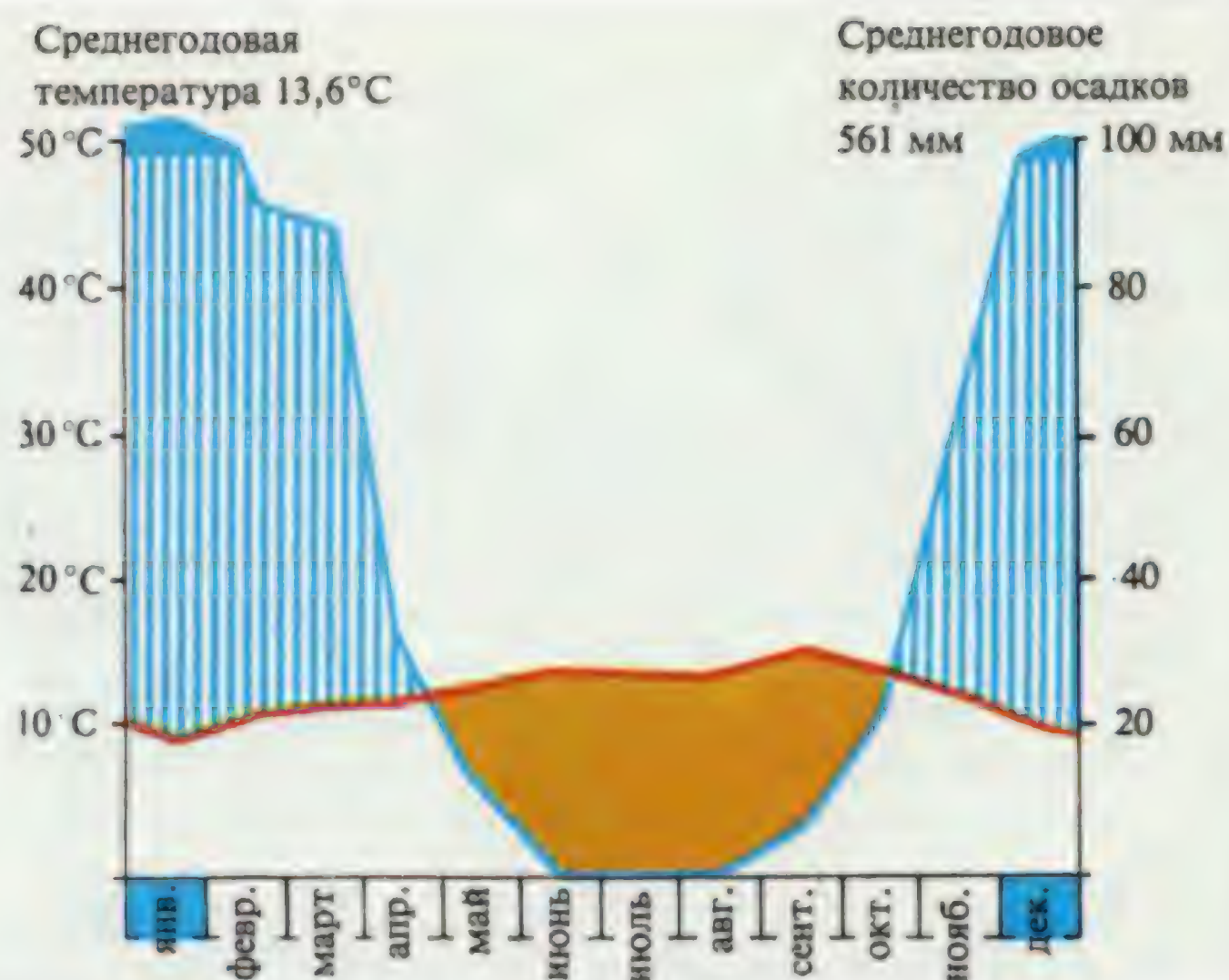
В юго-восточных и юго-западных районах Австралии, лежащих примерно на той же широте, что и Капская область, тоже имеются сообщества жестколистных растений. Между ними и растительным покровом внутренней засушливой области материка нет резкой границы.

**Климат.** Распространение жестколистных растений связано с так называемым средиземноморским климатом, для которого характерны засушливые лет-





Вальпараисо /41 м/, Чили



Сан-Франциско /16 м/, Калифорния (США)

ние периоды и мягкие зимы, а также выпадение большей части осадков зимой (климадиаграммы на стр. 178). Зимнее перемещение полярного фронта холодного воздуха на юг приводит к тому, что циклоны от Бискайского залива смещаются к востоку и в Средиземноморье в это время идут дожди. Летом же Азорский антициклон распространяется до Южной Европы и оттесняет циклоны на север, поэтому лето бывает очень жарким и сухим.

Во всех районах Средиземноморской области количество выпадающих зимой осадков зависит от рельефа пограничных территорий, то есть от того, горы это или равнины. В районах вблизи горных хребтов осадков выпадает много; нередко здесь идут проливные дожди, вызывающие эрозию почв. Районы же, защищенные от ветров горами, могут быть крайне сухими. Один из них, находящийся на юге Испании, — самая засушливая местность Европы. Для средиземноморского климата типичны показатели, характеризующие климат Монпелье (южная Франция). Среднемесячные температуры зимой равны 6,7°C, весной — 13,4°C, летом — 22,6°C и осенью — 15,2°C. Среднегодовое количество осадков колеблется от 1150 до 451 мм, причем летом они могут почти совсем не выпадать. В прибрежных районах зимнего холодного периода нет, но лишь в отдельных местах Средиземноморья совсем не бывает заморозков (в частности, в Гибралтаре, где абсолютный минимум составляет —1,1°C). Снег выпадает редко; правда, он не причиняет вреда растениям местной флоры, но может нанести существенный ущерб культивируемым растениям.

Итак, здесь в разные времена года растения не одинаково обеспечены теплом и влагой. Этим в первую очередь объясняется большая бедность флоры по сравнению с лавровыми лесами. Постепенный переход к последним обнаруживается там, где к зимним дождям добавляется влага летних туманов (например, в тех районах Канарских островов, которые расположены относительно высоко над уровнем моря и открыты пассатам).

Климат диктует и ритм развития растительного покрова. Растения начинают цвести с декабря по февраль, основное время цветения приходится на апрель, а в мае большинство растений уже отцветает; затем наступает летний засушливый период, продолжающийся до сентября.

**Почвы.** Для всех областей, где дожди выпадают зимой, характерны желтоземы и красноземы. Окраска этих бедных силикатами почв обусловлена присутствием гидратов окиси железа (содержание которых может достигать до 10%). За слоем подстилки обычно следует черный гумусовый горизонт, а под ним находится глинистый красный горизонт «герра росса». На окультуренных территориях верхние слои обычно нарушены, и поэтому хорошо видна красная окраска почвы. Как можно полагать, почти повсеместно красноземы образовались в третичном периоде или в межледниковье.

Остановимся несколько подробнее на растительном покрове областей, для которых характерны сообщества деревянистых склерофилов.

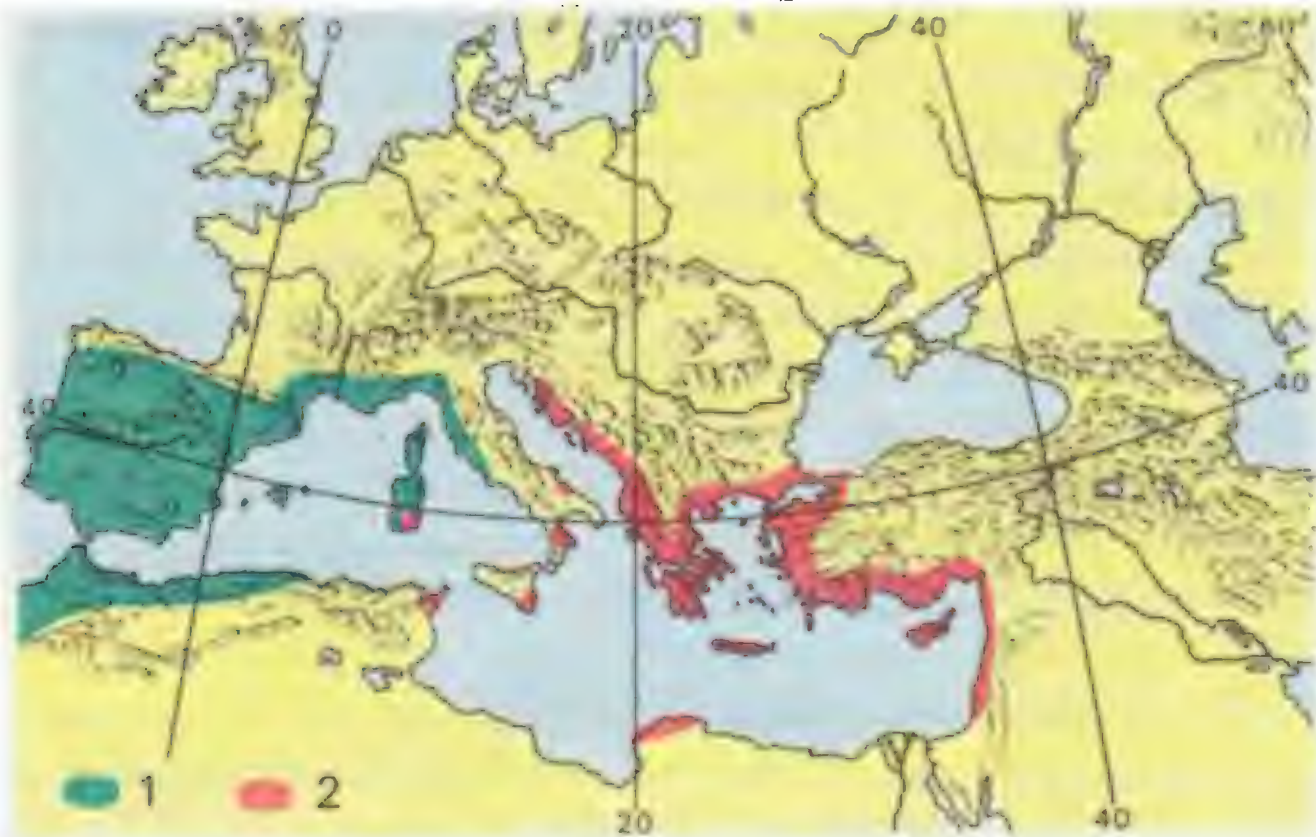


## Растительность Средиземноморской области

Флора Средиземноморья насчитывает свыше 10 000 видов, то есть почти в пять раз больше, чем флора Центральной Европы, но флористическое богатство разных районов Средиземноморья различно, что объясняется климатом, рельефом местности и историческими причинами. Последнее материковое оледенение (около 10 000 лет назад) непосредственного влияния на эту область не оказывало. Однако во время альпийского оледенения имелись многочисленные местообитания, где, несмотря на отсутствие морозов, климат был более прохладным и влажным, чем современный. Поэтому здесь и смогли сохраниться растения арктотретичной флоры Европы (см. стр. 63), такие, как, например, цератония стручковая, или рожковое дерево (*Ceratonia siliqua*), виноград (*Vitis vinifera*), олеандр (*Nerium oleander*), мирт (*Myrtus communis*), платан (*Platanus orientalis*), оливка, или маслина (*Olea europaea*), иудино дерево (*Cercis siliquastrum*), фисташка (*Pistacia lentiscus*) и своеобразное драконово дерево (*Dracaena draco*) на Канарских островах. Реликты третичного периода обнаруживаются и среди травянистых растений. К ним, в числе прочих, относятся родственное папоротникам древнее растение *Psilotum nudum*, сохранившееся на юге Испании, виды родов *Ramonda* и *Haberlea* — единственные европейские представители (на Балканах и в Испании) тропического семейства геснериевых — и редко встречающееся растение-паразит *Synotrium sossineum*.

Во флоре Средиземноморской области очень много эндемиков (видов, встречающихся на очень огра-

Распространение западнотеррасного ладанника шалфейлистного (*Cistus salvifolius*) (1) и восточнотеррасного колючего (*Poterium spinosum*) (2)



ниченных территориях) — 38%! Такое их обилие связано с особенностями геологического развития региона. Средиземное море в его теперешнем виде образовалось свыше миллиона лет назад. Виды, обитавшие на формировавшихся островах и полуостровах, оказывались изолированными и тысячами развивались независимо от родственных видов. Так, на Крите сейчас насчитывается 131 эндемичный вид, на Кипре — 69, на Балканах — более 300, а на одном лишь Олимпе в Греции — 16 видов эндемиков. В третичном периоде Балканы были полуостровом Малой Азии, поэтому здесь и на островах Эгейского моря, которые представляют собой остатки некогда существовавшей суши, соединявшей Балканы с Малой Азией, обнаруживается множество видов, свойственных Западной Азии. Сицилия и южная часть Италии в третичном периоде также были полуостровом Африки, а северная Италия до неогена еще находилась под водой! Не удивительно, что здесь в благоприятных для этого условиях сохранились третичные реликты, а одновременно с геологическим развитием региона шло интенсивное видообразование в пределах многих родов и семейств растений. Особенно много видов возникло среди сложноцветных (более 3000), бобовых (около 2000) и крестоцветных (1400 видов). Что же касается семейств злаков, гвоздичных и губоцветных, то они насчитывают свыше 1000 видов каждое! Очень богаты видами роды коровяк (*Verbascum*), астрагал (*Astragalus*), колокольчик (*Campanula*) и василек (*Centaurea*).

Если не принимать во внимание культивируемые растения, то лишь очень немногие виды распространены по всей Средиземноморской области. Чаще они приурочены либо к западному, либо к восточному Средиземноморью. Это можно объяснить геологическим развитием региона; естественно, что Италия (чья территория геологически моложе) не столь богата видами, как Испания и Греция, где особенно много эндемиков-реликтов.

К характернейшим растениям Средиземноморья относятся оливка (*Olea europaea*), кипарис (*Cupressus sempervirens*), пиния (*Pinus pinea*), лавр (*Laurus nobilis*), вечнозеленые дубы (виды рода *Quercus*), инжир (*Ficus carica*), земляничное дерево (*Arbutus*), ерика древовидная (*Erica arborea*) и метельник прутовидный (*Spartium junceum*). Сюда же можно причислить интродуцированные виды citrusовых — лимоны, апельсины, мандарины, — которые культивируются на больших площадях и определяют облик местности. Первостепенную роль играет оливка (она же маслина или оливковое дерево). Средиземноморская область — родина этого дерева; его внешнее разнообразие и выносливость достойны удивления. Своими серебристо-блестящими снизу





#### Характерные древесные растения Средиземноморской области

листьями оливки напоминает средневропейскую иву корзиночную. Оливковое дерево, вероятно, самое долгоживущее из всех культурных растений; оно достигает весьма внушительного возраста. Например, некоторые экземпляры, растущие близ Иерусалима, насчитывают, по-видимому, не менее 2000 лет.

Из других древесных растений, отчасти определяющих характер ландшафта, следует назвать растущую на Балканах пихту греческую (*Abies cephalonica*), упоминаемый в Библии сикомор (*Ficus sycomorus*) из Палестины и разные виды можжевельника; из можжевельника ладанного (*Juniperus thurifera*), как свидетельствует его видовой эпитет, получают ладан. Повсюду распространены фисташка (*Pistacia lentiscus*) и олеандр (*Nerium oleander*). Хвойные деревья представлены здесь также весьма обильно. К их числу относится сосна черная (*Pinus nigra*) — самое невзыскательное из всех растущих в горах деревьев Средиземноморья. Сосны *Pinus leucodermis* и *P. peuce* встречаются только на Балканах. Всего в

области представлены 11 видов пихты, но почти все они имеют очень небольшие ареалы в Малой Азии, на Сицилии, в Северной Африке, а многие растут в горах Балканского полуострова. Удивительно красива пихта испанская (*Abies pinsapo*), встречающаяся на юге этой страны.

Прочнейшую древесину знаменитых кедров ливанских (*Cedrus libani*) уже 4000 лет назад использовали для построек великолепных зданий; финикийцы строили из нее корабли. Не удивительно, что лесам Ливана был нанесен существенный урон. Помимо этого вида в Северной Африке встречается кедр атласский (*C. atlantica*).

**Леса из каменного дуба.** Дуб каменный (*Quercus ilex*) растет на любых почвах по всему Средиземноморью. Обычно он образует довольно редкие (но с плотно сомкнутыми кронами) древостой высотой до 12 м. Леса из каменного дуба, почти не подвергшиеся влиянию человека, в наши дни стали редкостью. Для этих лесов типичны также земляничное дерево (*Arbutus unedo* на западе, *Arbutus andrachne* на востоке), филирея широколистная (*Phillyrea latifolia*),





Характерный облик кедра ливанского (*Cedrus libani*), растущего в реликтовом кедровом лесу на склонах гор в Ливане

Зонтиковидные кроны пиний (*Pinus pinea*) встречаются во многих местах Средиземноморской области.

На снимке: пинии в Тоскане (Италия).



калина лавролистная (*Viburnum tinus*) и волчегонник маслинолистный (*Daphne oleaefolia*). Нередко непроходимые заросли образуют лианы, особенно сассапариль шероховатый (*Smilax aspera*), растение из семейства лилейных. В состав нижнего, припочвенного яруса, развивающегося только на незатененных местах, входят ладанник (*Cistus*), цикламен (*Cyclamen repandum*), разные ятрышники (*Orchis picta*, *O. papilionacea*), *Neotinea intacta*, лимодорум (*Limodorum abortivum*) и многие из своеобразных офрис (*Ophrys scolopax*, *O. apifera*).

**Леса из пробкового дуба.** Другой вечнозеленый дуб — дуб пробковый (*Quercus suber*) — встречается на кислых почвах только в богатых осадками западной и центральной частях Средиземноморской области. Кустарниковый ярус и ярус травянистых растений лесов из пробкового дуба обладает большим видовым разнообразием. Помимо видов, упомянутых выше, следует назвать также ерику прутьевидную (*Erica scoparia*), держи-дерево, или христовы тернии (*Paliurus spina-christi*, = *P. aculeatus*), волчегонник книдийский (*Daphne gnidium*) и мирт обыкновенный (*Myrtus communis*). Травянистый покров образуют трясунки (*Briza maxima*, *Briza minor*), многие орхидные, *Bonjeania hirsuta* из семейства бобовых и др.

Встречаются здесь и эндемики. Например, на Корсике и Сардинии можно видеть карликовый гиацинт равновершинный (*Hyacinthus fastigiata*) и великолепный панкраций иллирийский (*Pancratium illyricum*),



а в Португалии растет *Drosophyllum lusitanicum* — родственное нашей росянке «насекомоядное» растение.

**Ограниченно распространенные дубовые леса.** Леса из дуба лузитанского, или португальского (*Quercus lusitanica*), встречаются только на Пиренейском полуострове. Этот вид занимает как бы промежуточное положение между вечнозелеными и летнезелеными видами дуба: в течение зимы листья остаются на дереве, но весной растение их сбрасывает. На островах Крит, Корфу, Кипр, в Крыму и в Греции на влажных северных склонах в довольно больших количествах произрастает *Quercus calliprinos*<sup>1</sup>. В восточной части Средиземноморья встречаются леса из дуба крупночешуйчатого, или валлонова (*Quercus macrolepis*, = *Q. aegilops*), плоды которого богаты дубильными веществами.

**Пойменные леса.** В речных долинах Средиземноморской области пойменные леса играют ту же роль, что и в Центральной Европе. Древесные и травянистые растения, входящие в их состав, также несколько напоминают центральноевропейские. Характерное дерево пойменных лесов восточного Средиземноморья — платан восточный (*Platanus orientalis*). Для берегов водоемов с проточной водой и пересыхающих ручьев типичен уже упоминавшийся олеандр с великолепными розовыми цветками. Вместе с ним часто растет кустарник витекс священный, или аврамово дерево (*Vitex agnus-castus*), из семейства вербеновых, ветви которого покрыты густым серо-войлочным опушением, а цветки сине-фиолетовые. В аналогичных местообитаниях в западной части Средиземноморской области встречаются также гребенщики (виды *Tamarix*).

**Леса из алеппской сосны.** На известковых почвах и вдоль берега моря большие площади занимают светлые леса из похожей на пинию сосны алеппской (*Pinus halepensis*). В таких лесах много кустарников и трав, свойственных маккии. Это прежде всего ерика древовидная, фисташка, мирт и ладанник. Среди травянистых растений встречаются многие орхидные (например, *Serapias lingua*, *Ophrys lutea*, *Ophrys bombyliflora*), мелкий морской лук (*Urginea maritima*) и очень красивый лук розовый (*Allium roseum*).

**Леса из приморской сосны.** В прибрежных районах западной части Средиземноморья на песках и кремнистых горных породах растут леса из теплолюбивой смолистой сосны приморской (*Pinus pinaster*).



Оливковые рощи паркового типа с ярусом трав, в состав которого входит множество видов, характерны для культурных ландшафтов во многих районах Средиземноморской области

Ее типичные спутники — земляничное дерево, ерика древовидная, мирт, колючий дрок (*Calycotome spinosa*) и можжевельник крупноплодный (*Juniperus macrocarpa*). Встречается здесь и растущий в Центральной Европе папоротник-орляк (*Pteridium aquilinum*). Среди трав преобладают растения, предпочитающие пески, иными словами, псаммофиты, такие, как цмин, или бессмертник (*Helichrysum stoechas*), крестовник цинерариевый (*Senecio cineraria*) и сантолина кипарисовидная (*Santolina chamaecyparissus*).

**Леса из пинии.** Сосна итальянская, или пиния (*Pinus pinea*), — одно из красивейших деревьев Средиземноморской области. Издавна это дерево с характерной зонтиковидной кроной, родина которого, по видимому, Пиренейский полуостров, культивируют ради его съедобных семян. Леса из пинии встречаются на мощных известковых и песчаных почвах в местообитаниях с ровным климатом. Под кронами этих деревьев встречаются преимущественно те же растения, что и в вечнозеленых дубовых лесах; здесь много орхидей и злаков, в том числе, например, изящный зайцехвост яйцевидный (*Lagurus ovatus*). Во влажных лесах из пиний развивается пышный подлесок, в котором осенью особенно бросается в глаза

<sup>1</sup> По-видимому, речь идет о дубе скальном (*Quercus petraea*).



усыпанный щитками огненно-красных плодов кустарник пираканта красная (*Pyracantha coccinea*). Это растение теперь разводят и в садах, и парках Европы, где оно, как и на родине, способно переносить длительные периоды засухи.

**Оливковые рощи.** Современная Средиземноморская область бедна лесами; в основном леса здесь представлены оливковыми рощами. Родина оливкового дерева окончательно не установлена, поскольку оно было введено в культуру уже свыше 4500 лет назад. Дикой сейчас считается кустарниковая форма оливы.

Оливковые рощи очень светлые, поэтому в состав яруса травянистых растений входит множество видов. К постоянным спутникам оливы можно отнести шпажник итальянский (*Gladiolus italicus*) и тацет (*Narcissus tazetta*). Оливковые рощи — превосходные местообитания для орхидных. Группами встречаются *Serapias lingua*; кроме того, здесь представлены почти все виды (около 15) рода *Ophrys*, среди них — офрис зеркальная (*O. speculum*) с блестящим пятном на так называемой губе (отличном от других листочке околоцветника). Весной цветет *Barlia longibracteata* — растение с запахом ландыша. Тогда же распускаются ветреницы — *Anemone hortensis* с розово-фиолетовыми цветками и *A. coronaria* с синими, красными и белыми цветками, а также *Arisarum vulgare*. Летом господствуют многочисленные сложноцветные, например *Hyoseris radicata*, похожий на распространенную в средних широтах кулбабу, и хвостосемянник (*Urospermum dalechampsii*). Одно из красивейших растений, цветущих осенью, — штернбергия желтая (*Sternbergia lutea*), напоминающая крокус.

**Рощи из рожкового дерева.** В самых жарких и сухих районах Средиземноморья особую роль играют рощи из цератонии стручковой, или так называемого рожкового дерева (*Ceratonia siliqua*). В ярусе трав под тенистыми кронами цератоний встречаются и растения, свойственные оливковым рощам, и засухоустойчивые степные травы. Назовем лишь виды бородача (*Andropogon*), карликовый лук *Allium chaetomoly* величиной всего в несколько сантиметров и касатик *Iris sisyrinchium*, с великолепными синими цветками, которые пробиваются наружу прямо из затвердевшей почвы.

**Маккия.** По всему Средиземноморью распространены заросли преимущественно вечнозеленых кустарников и деревьев. Несмотря на свою относительно небольшую высоту (не более 3 м), они часто непроходимы — это объясняется тем, что их густо переплетают лианы. Такие заросли называют маккией (во французской литературе принято название

«маквис»). Маккия почти всегда представляет собой вторичный растительный покров местообитаний, которые прежде были заняты лесами. Она обычно развита в прибрежных районах, но поднимается и в горы до уровня облаков на высоту более 1000 м. Основная область ее распространения — западное Средиземноморье, где выпадает много осадков; в восточных же районах она становится более разреженной и флористически не столь богатой.

Для маккии наиболее характерны вечнозеленые дубы — каменный (*Quercus ilex*) и кустарниковый, или хермесовый (*Q. coccifera*), земляничное дерево крупноплодное (*Arbutus unedo*), лавр благородный (*Laurus nobilis*), мирт обыкновенный (*Myrtus communis*), филirea узколистная (*Phillyrea angustifolia*), жестер вечнозеленый (*Rhamnus alaternus*), фисташка мастиковая, или мастиковое дерево (*Pistacia lentiscus*), ерика древовидная (*Erica arborea*) и калина лавролистная (*Viburnum tinus*). Из-за недостаточной обеспеченности водой местообитаний, занятых маккией, все входящие в ее состав растения имеют приспособления, ограничивающие транспирацию. Так, помимо жестколистных кустарников, здесь растут хвойные, в частности можжевельник красный (*Juniperus oxycedrus*), и растения с войлочными опушенными листьями, например губоцветные зопник *Phlomis lychnitis* и дубровник *Teucrium polium*, а также многие виды ладанника (*Cistus*). Другие же растения, такие, как колючий дрок (*Calycotome spinosa*) и молочай древовидный (*Euphorbia dendroides*), сбрасывают большую часть своей листвы перед летней засухой.

Травянистых растений в маккии крайне мало, обычно они растут лишь на открытых участках. Зато здесь обилие растений, имеющих клубни или луковицы; листья и цветки у них развиваются вскоре после зимнего периода дождей. Таковы виды пролески (*Scilla*), нарцисса (*Narcissus*), гадючего лука (*Muscari*) и асфodelи (*Asphodelus*). Последняя достигает метровой высоты, но еще более высокой оказывается ферула обыкновенная (*Ferula communis*). В маккии встречаются также многие из названных выше орхидей.

Весной маккия похожа на роскошный цветущий сад. Ветви колючего дрока сгибаются под тяжестью желтых цветков. По утрам склоны усеяны осыпавшимися белыми лепестками ладанника шалфеелистного (*Cistus salviifolius*), у которого, подобно многим другим цветущим красными цветками ладанникам (*Cistus albidus*, *C. villosus*), ежедневно распускаются новые цветки. На корнях ладанников паразитирует бледно-желтый подладанник *Cytinus hypocistus*. По-

*Цветущая маккия в западной части Средиземноморской области. Над кустарниками и травами возвышается пробковый дуб (Quercus suber).*









Дуб  
кустарниковый  
*Quercus coccifera*



Ладанник  
шерстистый  
*Cistus villosus*



Жестер  
вечнозеленый  
*Rhamnus alaternus*



Филирея  
узколистная  
*Phillyrea angustifolia*



Розмарин  
*Rosmarinus officinalis*



Ладанник  
шалфеелистный  
*Cistus salvifolius*



Лаванда  
стэхадская  
*Lavandula stoechas*



Асфodelь  
*Asphodelus albus*



Ветреница  
венцевидная  
*Anemone coronaria*



Колючий дрок  
*Calycotome spinosa*



Можжевельник  
красный  
*Juniperus oxycedrus*



Лимодорум  
*Limodorum abortivum*



Серапиас  
*Serapias lingua*



Офрис  
*Ophrys scolopax*



всюду виднеются красные соцветия фисташки и синие цветки лаванды (*Lavandula stoechas*), розмарина (*Rosmarinus officinalis*) и шалфея лекарственного (*Salvia officinalis*), испускающего одурманивающий аромат. Наконец, у самой поверхности почвы можно обнаружить клевер подземный (*Trifolium subterraneum*), который вбуравливает свои плоды в землю на глубину до 1,5 см.

Напоминающие маккию растительные сообщества (так называемые псевдомаккия и шибляк) развиваются в прилегающих к Средиземноморской области районах Балканского полуострова, однако в составе этих кустарниковых зарослей имеются многие летнезеленые древесные растения, например скумпия (*Cotinus coggygia*) и держи-дерево (*Paliurus spinachristi*).

**Гарига.** Сухие, небольшой глубины каменистые почвы заняты растительными сообществами низкорослых кустарников. По-видимому, все эти заросли есть не что иное, как определенная ступень деградации маккии. В них встречается много корневищных, луковичных и образующих клубни травянистых растений. Такие сообщества, также типичные для всей Средиземноморской области, представлены многими вариантами. Разреженные заросли низкорослых кустарников во Франции называют гаригой, в Испании — томиллярами; в состав последних входят главным образом высокие травы с многолетними подземными органами. Наконец, во фригане Балканского полуострова и Малой Азии встречаются и отдельные экземпляры сравнительно крупных деревьев и кустарников. Флористически богатая гарига представляет собой пеструю смесь угнетенных кустарников маккии, жестколистных злаков (*Ampelodesmos mauritanica* и коротконожки *Brachypodium ramosum*), многих терофитов, например эвакса (*Evax pygmaea*) и подорожника (*Plantago psyllium*), многих ладанников и орхидей, растущих в оливковых рощах и в маккии. В состав этой флоры входят также пахучие губоцветные: лаванда (*Lavandula stoechas*) и розмарин (*Rosmarinus officinalis*), тюльпан дикий (*Tulipa sylvestris*), нарцисс поэтический (*Narcissus poeticus*), касатик (*Iris chamaeiris*) и воробейник (*Lithospermum suffruticosum*). Сюда же относятся однолетние представители родов календула (*Calendula*), льнянка (*Linaria*) и чернушка (*Nigella*).

**Литоральная степь.** В районах, где в течение года выпадает менее 500 мм осадков, встречаются степи. Такие сухие местности характерны для Испании (долина р. Эбро и Новая Кастилия). Особое положение



Между низкорослыми кустарничками и травами гариги видны голые камни.

На снимке: гарига в Южной Франции.

ние занимает литоральная степь, находящаяся на морском побережье Испании (от Сьерра-Невады до Аликанте) в очень сухой области с жарким климатом, определяемым воздействием знойного ветра из Северной Африки. Здесь господствуют степные злаки, приспособившиеся к перенесению засухи. Кусты ковыля *Stipa tenacissima* встречаются главным образом на щебнистых почвах, а на известковых почвах и мергелях растет злак *Lygeum spartum*. Основные же злаки степей всего Средиземноморья — ковыли *Stipa tortilis* и *S. juncea*, встречающиеся преимущественно на территориях от острова Сицилия до Малой Азии. Из древесных растений здесь могут развиваться лишь немногие; к их числу относится карликовая пальма *Chamaerops humilis*. Довольно обильно представлены мелкие кустарники. Весьма примечательна тенденция к появлению одревесневающих растений, относящихся к семействам, прочие виды которых представляют собой травы. Так, из пасленовых здесь встречается своеобразная дереза (*Lucium intricatum*) — ее торчащие во все стороны ветви превратились в колючки. Одревесневают и многие сложноцветные, например цмин *Helichrysum stoechas* и сафлор *Kentrophyllum (Carthamus) arborescens*. Среди губоцветных одревесневающие растения встречаются прежде всего в роде железница (*Sideritis*).

**Фригана из сферических полукустарников.** В отличие от степей Испании, где не бывает морозов, для засушливых горных районов Малой Азии характерно не только очень жаркое и сухое лето, но и крайне



холодная зима; в год здесь выпадает около 250 мм осадков. Летние ночи прохладные, а ночные заморозки продолжаются вплоть до июня. Вероятно, под влиянием частых заморозков и выпаса у многих растений выработалась своеобразная жизненная форма — форма сферических полукустарников. Такие полукустарники растут обычно среди голых камней. К числу этих характерных подушкообразных колючих растений относятся виды рода акантолимон (*Acantholimon*), родственные центральноевропейским армериям, черноголовник колючий (*Poterium spinosum*) и многие колючие и одревесневающие астрагалы. Последний род обнаруживает здесь наибольшее видовое разнообразие: назовем типичный астрагал *Astragalus tragacantha* и опушенный белоснежными волосками *A. denudatus*. Плотные, твердые как камень подушки образует качим арециевидный (*Gypsophila aretioides*). Вместе с ними встречаются многие приспособившиеся к перенесению засухи представители родов смолевка (*Silene*) и гвоздика (*Dianthus*), колючие растения из семейств сложноцветных, бобовых и губоцветных, а также другие, мало известные в Европе растения.

Отдельные фрагменты такой фриганы обнаруживаются и западнее, вплоть до центральных районов Средиземноморской области. Например, на Сицилии жизненную форму сферических полукустарников имеют молочай *Euphorbia spinoza* с очень колючими одревесневающими верхушками побегов и колючие подушкообразные васильки (*Centaurea horrida*, *C. spinosa*).

Сообщества засухоустойчивых растений встречаются также в горах Канарских островов на уровне облаков. Однако здесь они приобретают характер пустынь, так как образованы преимущественно африканскими растениями — видами молочая (*Euphorbia*) и одревесневающими представителями рода *Kleinia* из семейства сложноцветных.

## Калифорнийские сообщества склерофилов

Как уже упоминалось, в Калифорнии, в области с зимним периодом дождей, тоже сформировались сообщества жестколистных растений. Но они занимают только узкую прибрежную полосу, ограниченную высокими горными хребтами. В северной части этой полосы растут леса из жестколистных дубов; на юге же господствуют сообщества кустарников, так называемый чапараль.

Флора Калифорнии не подверглась изменениям во время ледникового периода и поэтому очень богата. Роды земляничное дерево (*Arbutus*) и дуб



Сообщества склерофильных растений в Калифорнии, развивающиеся в местообитаниях, сходных с местообитаниями Средиземноморской области.

Развитие здесь агав — пример участия суккулентов в образовании растительного покрова.

(*Quercus*) представлены большим числом видов. Место рода *Erica*, характерного для Средиземноморья, здесь занимает род толокнянка (*Arctostaphylos*), в составе которого насчитывается 18 видов. Древесные растения, например сосны и можжевельники, встречаются, как и в Средиземноморской области, только на песчаных и скалистых местообитаниях. Обильно представлены растения, относящиеся к родам, полностью отсутствующим в Европе, например к роду *Ceanothus*, родственному жестеру. Весьма примечательны кустарники, относящиеся к семейству маковых (род *Dendromecon*), и характерное растение флоры ксерофилов — чамиз (*Adenostoma fasciculatum*), представитель семейства розовых, имеющий игловидные листья.

Дубовые леса Калифорнии в целом богаче видами, чем в Средиземноморье. Помимо девяти видов вечнозеленых дубов здесь растут еще четыре листопадных вида дуба, а также конский каштан калифорнийский (*Aesculus californica*), виды лещины (*Corylus*), церциса (*Cercis*) и клена (например, *Acer macrophyllum*). Наряду с калифорнийскими дубовыми лесами имеются очень похожие на них, почти ненарушенные леса в горах Аризоны.

Подобное маккии сообщество кустарников, достигающих двухметровой высоты, в Калифорнии называют чапаралем. Деревья в его состав не входят. Но это отнюдь не связано с деятельностью человека, а вызвано тем, что осадков здесь выпадает очень мало (около 500 мм в год). Чапараль — довольно



стабильное растительное сообщество, занимающее все местообитания, пригодные для его существования. В результате вырубки и выжигания естественных дубовых лесов оно распространилось далеко на север. Но уже с 1870 г. его снова оттеснили, выжигая, чтобы на освободившихся площадях заложить фруктовые сады.

Кроме чамиза и толокнянок, таких, как толокнянка войлочная (*Arctostaphylos tomentosa*), очень характерны лавровишня падуболистная (*Laurocerasus ilicifolia*, = *Prunus ilicifolia*), жестер шафранный (*Rhamnus crocea*) и виды рода *Ceanothus*. Здесь же растут разные виды дуба. На открытых местах преобладают юкки, как бы замещающие здесь собой асфодель. Злаков почти нет, однако они в изобилии встречаются на местообитаниях, прежде занятых чапаралем. Некоторые представители флоры чапарала культивируются и в Европе: фацелия пижмолистная (*Phacelia tanacetifolia*), которую пчеловоды разводят как ценный медонос, и декоративное растение «калифорнийский мак» (*Escholtzia californica*).

Местообитания, слишком сухие для развития чапарала, изначально были заняты растительными сообществами кустарничковых пустошей. Для многих кустарничков характерно густое белое опушение (защита от излишнего испарения). К типичным видам относятся шалфеи (*Salvia*) и полынь (*Artemisia*), род *Eriogonum* (семейство гречишных) и кустарники с прутьевидными стеблями, например лядвенец веничный (*Lotus scoparius*). Встречаются также суккулентные юкки (*Yucca whipplei*), кактусы (*Opuntia occidentalis*) и агавы.

## Чилийская область жестколистных растений

Чилийские сообщества склерофильных растений резко отличаются от аналогичных сообществ северного полушария. Только окультуренные ландшафты очень сходны с ландшафтами Средиземноморской области. Это объясняется тем, что в силу исторических причин (испанские завоеватели завезли сюда культурные растения со своей родины) здесь возделывают те же виды растений. Хотя чилийская область склерофилов расположена на тех же широтах, что и калифорнийская, температура здесь примерно на 3°C ниже — сказывается влияние холодного океанического течения (течение Гумбольдта), омывающего побережье и увлажняющего воздух летом. Возникшие на протяжении третичного периода Анды географически изолировали территорию, занимаемую

Колючие и сильно опушенные растения Средиземноморской области







Толокнянка войлочная  
*Arctostaphylos tomentosa*

Чамиз  
*Adenostoma  
fasciculatum*

Мыльное  
дерево  
*Quillaja  
saponaria*

Лавровишня  
падуболистная  
*Laurocerasus ilicifolia*

Цеанотус  
клинолистный  
*Ceanothus  
cuneatus*

Пеумус больдо  
*Peumus boldus*

Литреа едкая  
*Lithraea caustica*

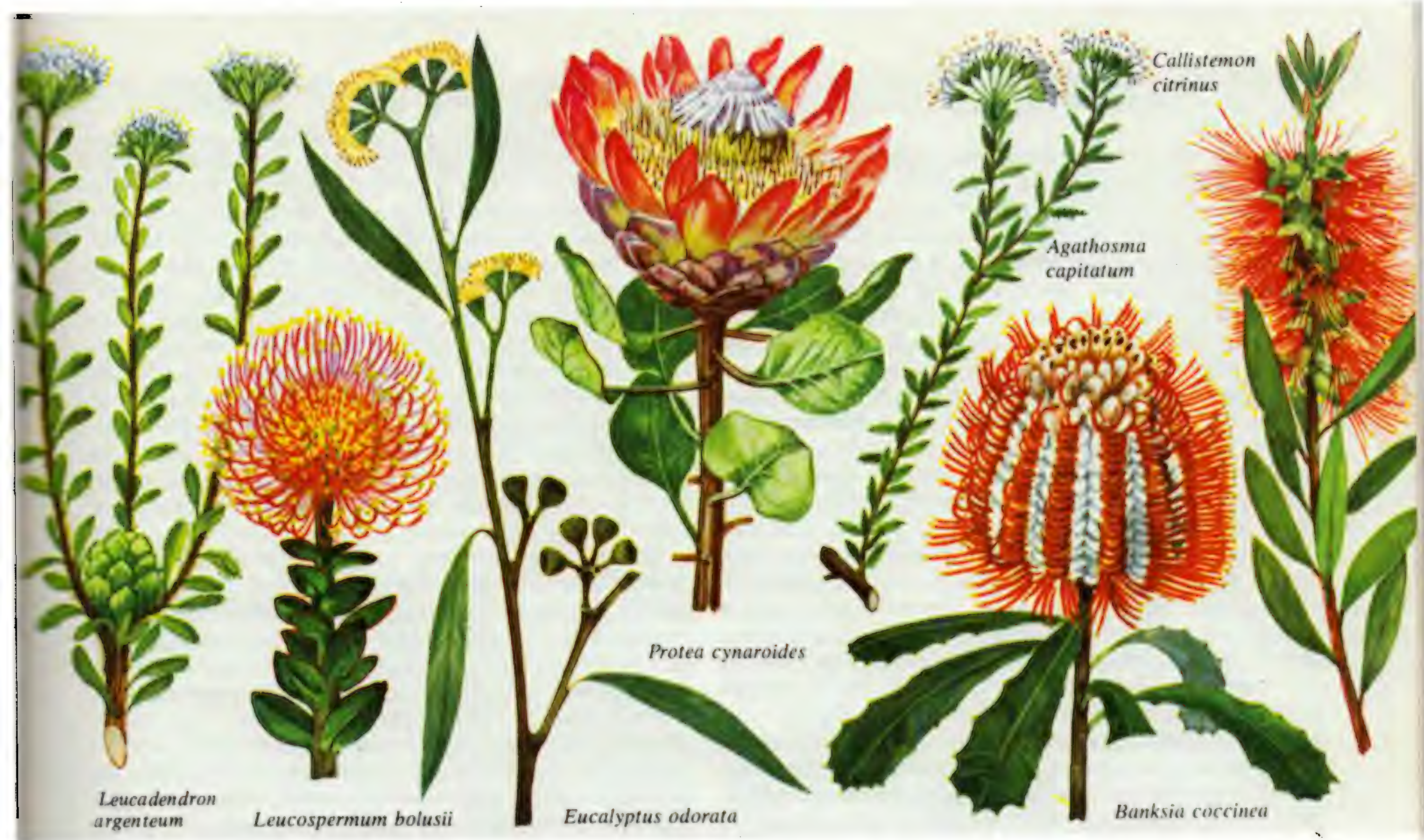
современным Чили, и в результате на очень ограниченной площади смогли развиваться присущие только ей виды растений. Многочисленные представители семейств *Bignoniaceae*, *Sapotaceae*, *Monimiaceae* и др., типичных для тропиков, тоже сумели приспособиться к климату, характеризующемуся зимним периодом дождей.

В чилийской области имеются лишь остатки растительных сообществ, в состав которых входят деревья высотой 10—15 м. Сейчас большие площади занимают пастбища, на которых растут акации (*Acacia caven*), дающие слабую тень. В лесах, приспособившихся к существованию в сухих местообитаниях, растут литреа едкая (*Lithraea caustica*) — растение из семейства сумаховых (*Anacardiaceae*), вызывающее сыпь и лихорадку; мыльное дерево *Quillaja saponaria* из семейства розовых; пеумус больдо (*Peumus boldus*) — растение из семейства *Monimiaceae* со съедобными семенами, а также представители семейства лавровых *Cryptocarya rubra* и *Beilschmiedia miersii* (см. рисунок). Внешне эти леса напоминают средиземноморские леса из дуба каменного. В них растут метровой длины злаки, цепляющиеся за другие растения, например перловник шероховатый (*Melica aspera*). Кустарники представлены видами сложноцветных, камнеломковых, молочайных, розовых, крушинных и гречишных, а также бересклетовых (*Celastraceae*) и тропического семейства *Flacourtiaceae*. Около Вальпараисо можно встретить эндемичную слоновую пальму, или юбею замечательную (*Jubaea spectabilis*), — единственную в Чили. Виды рода *Erica*, руты и мирта отсутствуют. На открытых местах в сообществах типа пустошей произрастают многие виды кислицы (*Oxalis*) и напоминающие ирисы голубоглазки (*Sisyrinchium*). Мощно развивающиеся растения рода *Puya* из семейства бромелиевых как бы замещают юкки калифорнийских и асфodelь средиземноморских растительных сообществ.

Сообщества склерофильных растений поднимаются до высоты примерно 1400 м над уровнем моря. На самых высоких местообитаниях в их состав входят также южноамериканско-альпийские растения щебнистых осыпей; некоторые из них, например настурцию (*Tropaeolum*) и кальцеолярию (*Calceolaria*), в Европе выращивают как садовые или комнатные декоративные культуры. Здесь же родина и известного у нас гиппеаструма, или рыцарской звезды (*Hippeastrum*). В горах большие древостой образует очень красивый австроцедрус чилийский (*Austrocedrus chilensis*).

Жестколистные древесные растения Калифорнии и Чили





Жестколистные древесные растения Капской области и Австралии

Сообщество жестколистных растений Капской области, подверженной влиянию морского климата и очень богатой видами рода *Erica*



## Растительность Капской области

Хотя южноафриканская область, характеризующаяся зимним периодом дождей, занимает относительно небольшую территорию на крайнем юго-западе континента, она представляет собой особое, Капское, флористическое царство, видовое богатство которого необычайно велико (см. также стр. 88). В начале третичного периода здесь произрастали лавровые леса, исчезнувшие из-за иссушения климата; им на смену пришли растения с кожистыми листьями. В некоторых родах происходило бурное образование видов. Достаточно сказать, что, например, род *Erica* содержит более 600 видов, род *Muraltia* из семейства истоковых — 115 видов, а род *Cliffortia*, относящийся к семейству розовых, — 108 видов. По мере возрастания сухости климата жестколистные растения отступали в местообитания, подверженные влиянию туманов, а в сухих долинах расселялись растения пустынь. Для флоры Капской области характерны семейства, представители которых встречаются только на ее территории или которые бесспорно обнаруживают здесь центры своего многообразия. Таковы семейство рестионовых, или канатчиковых (*Restionaceae*), семейство протейных



(Proteaceae), насчитывающее 400 видов и содержащее также очень богатые видами роды, например род *Protea*.

Протеиные, и в первую очередь серебряное дерево (*Leucadendron argenteum*), играют в Капской области огромную роль. Дубов нет совсем, зато растет оливка бородавчатая (*Olea verrucosa*). Существование сообществ жестколистных растений, которые встречаются только на бедных и кислых почвах, здесь определяется климатом: влажный и теплый воздух с Индийского океана смешивается с воздухом, охлаждающимся на западе над Бенгельским течением. В результате на горных склонах постоянно образуются туманы и облака; возникновение последних можно наблюдать близ Столовой горы на юге Африки.

В Капской области также можно встретить сходные с маккией заросли кустарников высотой до 4 м; они обычно образованы представителями семейства протейных, над которыми возвышаются серебряные деревья высотой до 15 м. Такие заросли получили название финбош. В них растут виды сумаха (*Rhus*), виды рода *Cliffortia*, растения с прутьевидными стеблями, относящиеся к семействам бобовых и лилейных, а также полукустарниковые пеларгонии (виды *Pelargonium*). Место сильно пахнущих губоцветных, обитающих в Средиземноморской области, здесь занимают представители семейства рутовых (*Borosmia*, *Agathosma*) с игловидными листьями, а также крушинных (*Phyllica*) и сложноцветных (*Linosyris*). Из геофитов следует упомянуть виды шпажника (*Gladiolus*) и птицемлечника (*Ornithogalum*). На открытых пространствах преобладают виды *Restio*; встречается также прекрасная капская орхидея (*Disa*).

Растительные сообщества особенно сухих местобитаний, переходных к пустыне, представляют собой кустарничковые пустоши, в которых безраздельно господствует одревесневающее серо-зеленое растение из семейства сложноцветных (*Erythrorappus rhinocerotis*).

Капская область — родина известных декоративных растений: пеларгонии (*Pelargonium*), спармании африканской (*Sparmannia africana*), равно как и видов родов *Amaryllis* и *Clivia*.

## Австралийская область жестколистных растений

Области с зимним периодом дождей имеются и в Австралии, юго-западнее и южнее Аделаиды. Из-за очень давней изоляции австралийская флора весьма своеобразна, хотя и обнаруживает некоторое родство с флорой Капской области (в ней также представлены рестионовые и протеиные). Здесь повсюду доми-

нируют деревья, из которых в первую очередь назовем многие виды рода эвкалипт (*Eucalyptus*) из семейства миртовых. Что же касается протейных, то они образуют лишь ярус кустарников. Весьма примечательны необычные жизненные формы травяных деревьев: виды рода *Xanthorrhoea* из семейства лилейных, голосеменные растения рода *Macrozamia* и своеобразные казуарины (*Casuarina*) с прутьевидными стеблями. Вместо растений семейства вересковых здесь произрастают представители родственного ему семейства Ericaceae.

Почвы, как и в Капской области, кислые; климат также похожий. К югу от Перта количество осадков увеличивается (до 1500 мм в год), а по мере удаления в глубь материка — снижается. Четко отграничить зону жестколистных растений от внутренних областей континента трудно, так как повсюду господствуют виды эвкалипта.

Средиземноморскому климату наиболее полно соответствует климат области, занятой «лесом джярра» (или «ярра»), в котором главную роль играет эвкалипт окаймленный (*Eucalyptus marginata*), высотой, как правило, не более 20 м. В более влажных южных районах, напротив, развивается «лес карри» из эвкалипта разноцветного (*E. diversicolor*), достигающего высоты 85 м. Более сухие «леса ванду», в состав которых входит эвкалипт загнуто-крючковый (*E. redunca*), находятся на границе зоны склерофитов с растительными сообществами внутренних частей материка. Эти леса сохранились нетронутыми лишь в немногих местах.

Очень большие площади заняты пустошами, в которых главную роль играют высокие (до 1 м) представители семейства протейных. Такие пустоши характерны для самых бедных местообитаний. Видовое разнообразие протейных очень велико. Из них особенно приметны кустарники с крупными красивыми цветками, такие, как *Callistemon citrinus* и *Leucospermum bolusii*. Здесь же растут и многие миртовые. Встречаются также росянки (*Drosera*) и наземные, образующие клубни пузырчатки (*Utricularia*). Так, в пустошном лесу около Перта насчитывается 75 видов одних только росянок! Состав флоры пустошей зависит от их выгорания — только после пожаров хорошо развиваются и цветут травяные деревья (*Xanthorrhoea*). Относящаяся к семейству протейных *Banksia* — еще один типичный австралийский пирофит (растение, способное размножаться лишь после пожаров, иначе его одревесневающие плоды не могут вскрыться). Поэтому пожары, возникавшие естественным путем после ударов молний, всегда были необходимы. Современные леса и пустоши часто выжигаются, но уже по другой причине: для фермера «одна соломина ценнее двух деревьев».



# Влажные и лавровые леса умеренно теплых областей

В областях с зимним периодом дождей на западных побережьях материков, то есть там, где часты туманы или действие летней засухи ослаблено обилием осадков, к сообществам жестколистных растений примыкают разнообразные влажные леса. Сказанное относится и к восточным районам континентов. Здесь развиваются леса, занимающие как бы промежуточное положение между тропическими влажными (дождевыми) и летнезелеными лиственными лесами.

Их флористический состав очень богат и представлен преимущественно видами вечнозеленых растений. Однако листья этих деревьев и кустарников значительно мельче, чем у деревьев тропических дождевых лесов, и часто более плотные, кожистые, напоминают листья лавра (лавровые леса). Помимо представителей тропических семейств, таких, как лавровые (Lauraceae) и чайные (Theaceae), здесь можно встретить виды родов, распространенных в умеренных широтах: дубы, магнолии, конские и настоящие каштаны. Главным образом в южном полушарии распространены древние, нередко широколистные хвойные растения из семейств араукариевых (Araucariaceae) и многоплодных (Podocarpaceae), а в северном полушарии — семейства таксодиевых (Taxodiaceae). Это указывает на родственные связи с тропическими горными дождевыми лесами, о чем также свидетельствует обилие мхов и папоротников. Но здесь почти нет лиан и эпифитов, а также пальм, бананов и представителей имбирных (Zingiberaceae) и ароидных (Araceae).

Все влажные и лавровые леса характеризуются присутствием многих систематически изолированных древних видов, формирование которых завершилось в третичном периоде или еще раньше. Такие леса встречаются в разных флористических царствах, и формирование их тоже было различным. Мы рассмотрим их лишь как сообщества, определяющие ландшафты. Территории, которые прежде занимали лавровые леса, давно окультурены; в Азии, например, в таких районах особенно распространена культура чая (*Thea sinensis*).

**Распространение.** На западе Евразии лавровые леса встречаются на островах Атлантического океана. Перемещение влажного морского воздуха в запад-

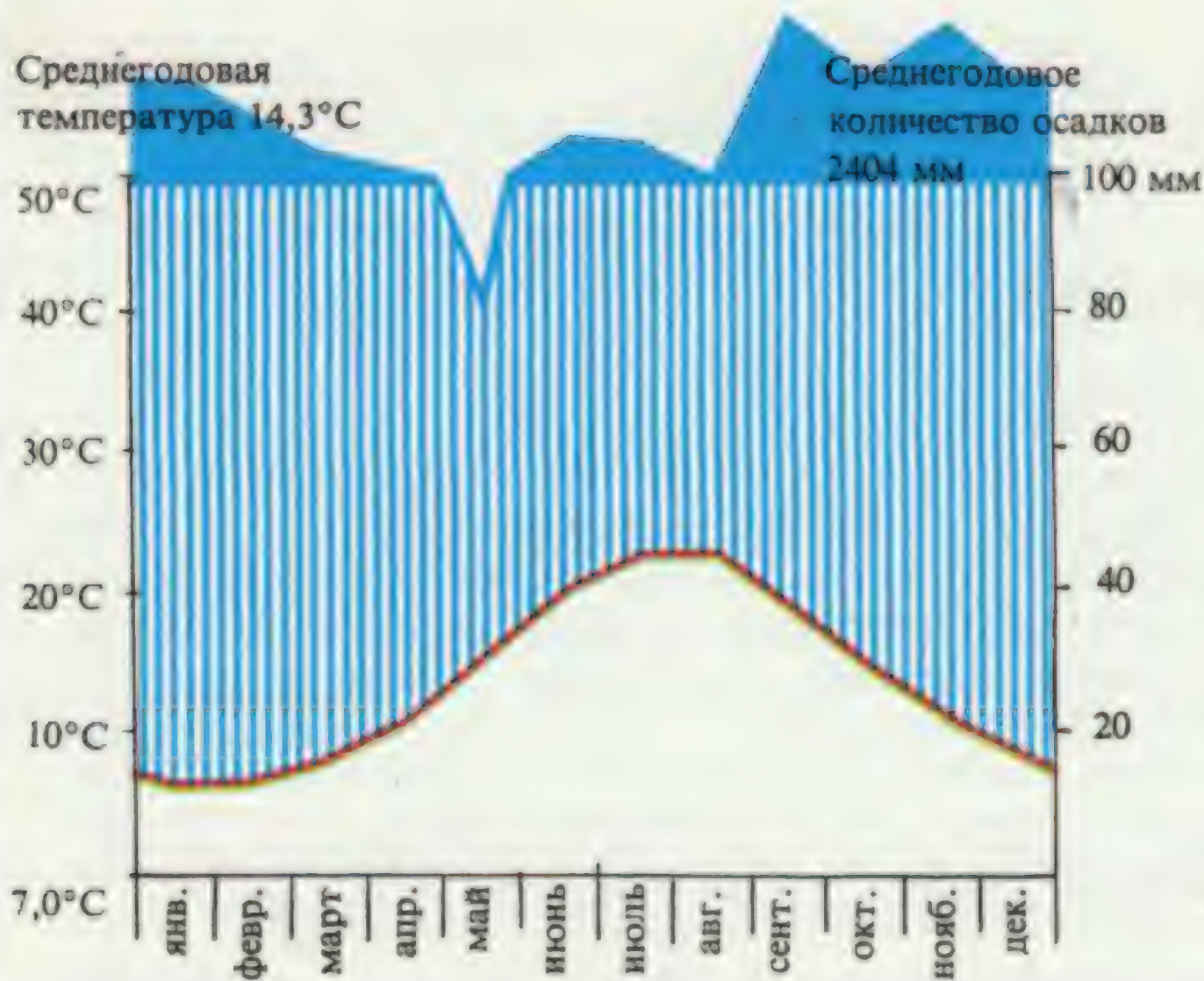
ную часть Кавказского хребта позволило сохраниться такого типа лесам и в Колхиде. Особое место занимают знаменитые калифорнийские леса из мамонтовых деревьев, в которых преобладают хвойные растения.

На юге Чили влажные леса распространены широко, между тем как в Южной Африке их сейчас нет. Правда, не исключено, что влажные леса ущелий в районе Столовой горы есть не что иное, как остатки сообществ лавровых лесов.

Однако истинные влажные и умеренно теплые области — богатые осадками восточные территории континентов. Соответствующие типы лесов имеются во Флориде, в Австралии, на Тасмании и в Новой Зеландии, но прежде всего в Восточной Азии.

**Климат.** Для произрастания таких лесов необходима круглогодичная высокая влажность воздуха, которая может достигать даже полного насыщения его водяными парами. При этом либо количество осадков должно быть обильным в течение всего года, либо их отсутствие в период засухи должно компенсироваться влагой постоянных сильных туманов. Иными словами, различия между температурами холодного и теплого времен года, а также между дневными и ночными температурами должны быть незначительными. Кроме того, для развития влажных лесов нужны мягкие зимы, во время которых почти не бывает заморозков (см. климатодиаграммы). Такой умеренно теплый влажный климат характерен прежде всего для прибрежных районов и прилегающих к ним горных хребтов, где постоянно отмечается относительно высокая влажность воздуха. К их числу относятся восточное побережье Черного моря, прибрежные горы Южной Америки, Тасмания и Новая Зеландия. На островах Атлантического океана лавровые леса растут в горах на тех высотах, которых достигает насыщенный влагой воздух пассатов, то есть на так называемом уровне облаков, что особенно хорошо выражено на примере Канарских островов. Для иллюстрации климатических условий, наиболее благоприятных для произрастания влажных лесов, приведем сведения о температурах и количестве осадков, характеризующие прибрежные калифорнийские леса из мамонтовых деревьев: средняя температура января здесь равна

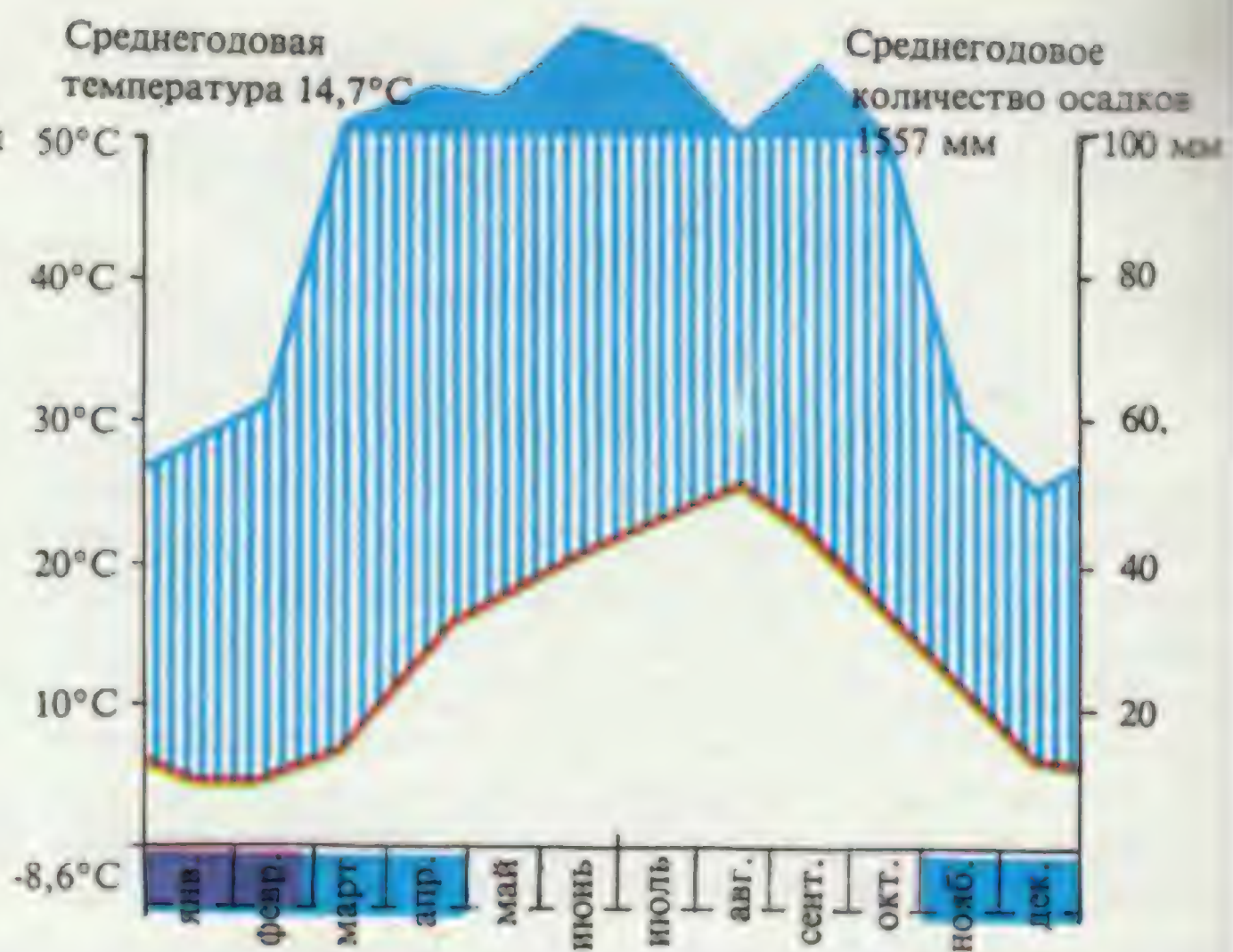




Батуми /3 м/, СССР

Климатические диаграммы умеренно теплых областей лавровых лесов СССР и Японии

Мамонтовы деревья гигантские (*Sequoiadendron giganteum*), достигающие высоты 85 м и образующие всемирно известные леса на склонах Сьерра-Невада (Калифорния)



Хиросима /3 м/, Япония

8,1°C, а июля — 17,0°C; осадки выпадают преимущественно зимой, общее их количество достигает 2500 мм в год. В течение двух летних месяцев дождей почти не бывает, водный режим поддерживается за счет облаков, приносимых сюда дующим с моря ветром и появляющихся после захода солнца. Облака снижают интенсивность солнечной радиации и повышают влажность воздуха, которая в утренние часы бывает 100%-ной, а во второй половине дня, когда слой облаков уже рассеялся, достигает 60%.

Восточные побережья континентов подвержены влиянию пассатов и муссонов, здесь в теплое время года осадки наиболее обильны. Такой климат типичен для больших территорий Восточной Азии (Китай, Япония), переходных от субтропических областей с муссонным климатом (влажное лето и сухая зима) к зоне летнезеленых лиственных лесов, где чередование времен года климатически четко выражено.

### Лавровый лес Канарских островов

Этот тип леса встречается в горах на высотах 800—2000 м над уровнем моря, ниже находятся сообщества растений, приспособившихся к перенесению сухости, а выше — заросли кустарников с прутьевидными стеблями (виды рода *Retama*). Для такого леса характерны элементы тропической и субтропической флор: представители семейства лавровых персея индийская (*Persea indica*) и лавр канарский (*Laurus canariensis*), затем род *Visnea* из семейства чайных, некоторые мирзиновые (*Myrsinaceae*) и относящиеся к семейству лилейных лианы — *Semele* и *Smilax* (сассапариль). Многие древние папоротники, на-





Профиль острова Тенерифе (Канарские острова)

пример *Asplenium hemionitis* с широкими листьями и чрезвычайно нежный *Hymenophyllum tunbridgense*, также находят здесь подходящие для себя условия. Распространение плюща (*Hedera*) и одного из падубов (*Ilex canariensis*), а также представителей крапивных (*Urticaceae*) и мареновых (*Rubiaceae*) свидетельствует о флористической связи лавровых лесов Канарских островов с растительными сообществами умеренных широт, встречающимися и в Центральной Европе. Очень красивы леса из сосны канарской (*Pinus canariensis*), имеющей нежную хвою.

## Леса Колхиды

В Колхиде узкой прибрежной полосой вдоль Черного моря между городами Сухуми и Батуми растут флористически богатые лиственные леса, состоящие из летнезеленых и вечнозеленых видов. Они в известной мере позволяют судить об арктотретичной флоре лиственных лесов Европы. Здесь сохранились многие виды, которые в Центральной Европе вымерли в ледниковый период. Из листопадных деревьев большую роль играют бук восточный (*Fagus orientalis*) и граб восточный (*Carpinus orientalis*), встречающиеся в предгорьях Кавказа до высоты немногим более 1000 м. В низинах, где леса издавна используются человеком, густые древостои образуют, в частности, дзельква граболистная (*Zelkova carpinifolia*) из семейства ильмовых, лапина ясенелистная (*Pterocarya fraxinifolia*, = *P. caucasica*), хурма обыкновенная, или кавказская (*Diospyros lotus*), клен светлый (*Acer laetum*), родственная акациям

альбиция ленкоранская (*Albizzia julibrissin*), многие виды дуба, ольхи, вяз густой (*Ulmus densa*) и др.

Среди кустарников преобладают вечнозеленые растения. Следует прежде всего назвать цветущий розово-фиолетовыми цветками рододендрон понтийский (*Rhododendron ponticum*); кроме того, здесь растут самшит вечнозеленый (*Buxus sempervirens*), лавровишня лекарственная (*Laurocerasus officinalis*, = *Prunus laurocerasus*), черничник кавказский (*Vaccinium arctostaphylos*), иглица подъязычная (*Ruscus hypoglossum*) и волчник понтийский (*Daphne pontica*). Встречаются и многие лианы, например сассапариль высокий (*Smilax excelsa*) и тамус обыкновенный (*Tamus communis*). На сухих местообитаниях растут дубово-каштановые леса, в состав которых входят средиземноморские виды: ерика древовидная (*Erica arborea*), филирея Медведева (*Phillyrea medwedewii*), лавр благородный (*Laurus nobilis*) и земляничное дерево красное (*Arbutus andrachne*).

Сейчас вряд ли возможно определить отдельные типы леса, так как очень многие виды культивируются, особенно в прибрежных районах. В Колхиде, области с субтропическим климатом, некоторые деревья за пять лет достигают 10-метровой высоты. Круглый год в открытом грунте растут пальмы и другие тропические растения, о чем убедительно свидетельствуют коллекции Батумского и Сухумского ботанических садов.

## Область восточноазиатских лавровых лесов

В результате интенсивного хозяйственного освоения крупная восточноазиатская область распространения лавровых лесов стала почти полностью безлесной; только в горах и в парках вблизи храмов можно найти остатки естественного растительного покрова. Поэтому сейчас нельзя установить ее прежние подлинные размеры, но предположительно лавровые леса занимали полосу шириной около 1000 км — от Юньнаньского нагорья до восточного побережья Южного Китая. Далее на восток эта область через южные районы Кореи доходила до южных островов Японии. В юго-восточных Гималаях (Ассам) и в Непале на высоте около 3000—4000 м над уровнем моря также растут лавровые леса, для которых особенно типично присутствие видов рододендрона (*Rhododendron*) и хвойных древесных пород.

Из древесных растений наиболее характерны камфорный лавр (*Cinnamomum camphora*), камелия японская (*Camellia japonica*) и чайный куст (*Thea sinensis*), затем пальма *Livistonia sinensis*, саговники (*Cycadaceae*) стеркулии (семейство *Sterculiaceae*), мелие-





Камфорный лавр  
*Cinnamomum camphora*



Камелия японская  
*Camellia japonica*



Лавровишня лекарственная  
*Laurocerasus officinalis*



Чай  
*Thea sinensis*



Головчатый тисс  
*Cephalotaxus drupacea*



Мамонтово дерево вечнозеленое  
*Sequoia sempervirens*



Мамонтово дерево гигантское  
*Sequoiadendron giganteum*



Куинингамия ланцетная  
*Cunninghamia lanceolata*



Болотный кипарис  
*Taxodium distichum*



Лавр благородный  
*Laurus nobilis*



Ногоплодик серповидный  
*Podocarpus falcatus*



Рододендрон понтийский  
*Rhododendron ponticum*



Сциадопитис мутноватый  
*Sciadopitys verticillata*



вые (Meliaceae), аралиевые (Araliaceae) и бамбуки, а также вечнозеленые дубы, летнезеленые магнолии, клены и конские каштаны. Наряду с соснами и кипарисами встречаются древние хвойные растения: ногоплодник (*Podocarpus*), головчатый тисс (*Cephalotaxus*), великолепная криптомерия японская (*Cryptomeria japonica*), а также сциадопитис мутовчатый (*Sciadopitys verticillata*) в Японии и куннингамия ланцетная (*Cunninghamia lanceolata*) в Китае.

Флористически богатые лавровые леса сохранились на японском острове Хонсю. В состав их древесного яруса входят каштанопсис длиннозаостренный (*Castanopsis cuspidata*), многие вечнозеленые дубы (например, *Quercus acuta*), иллициум анисовый (*Illicium anisatum*, = *I. religiosum*), камелия и виды симплокоса (*Symplocos*). Здесь же встречаются и другие растения, распространенные в Восточной Азии.

## Влажные леса восточных районов Северной Америки

На Атлантическом побережье Флориды и в прибрежных областях штатов Джорджия и Южная Каролина вместе с летнезелеными лиственными лесами растут влажные леса. Лучше всего они развиты на юге Флориды, где не бывает заморозков. Здесь леса состоят из магнолий, крупнолистных пальм (например, пальмы сабаль), фикусов (*Ficus aurea*) и вечнозеленых дубов. К ним примешиваются вязы, платан американский, или западный (*Platanus occidentalis*), орешники и ясени. Из многочисленных лиан особо следует упомянуть американский жасмин (*Gelsemium*) из семейства Loganiaceae, а из эпифитов — свисающую с ветвей неприхотливую тилландсию (*Tillandsia usneoides*) — так называемый «луизианский мох», — получающую питательные вещества только из воздуха, и виды *Epidendrum*, одного из родов семейства орхидных.

На севере эти сообщества граничат с флористически однообразными лесами из сосны болотной (*Pinus palustris*), а на юге — с субтропическими хвойными лесами заливаемых береговых низменностей. Здесь на илистых, не содержащих торфа почвах речных лагун растет известный болотный кипарис (*Taxodium distichum*) вместе с ниссой водной (*Nyssa aquatica*) из семейства Nyssaceae. Последняя занимает особое положение в системе цветковых растений, обнаруживая некоторое родство с семейством зонтичных. Болотный кипарис развивает опорные

Растения влажных и лавровых лесов



Профиль леса из мамонтовых деревьев вечнозеленых в Калифорнии.

1 — мамонтово дерево; 2 — *Lithocarpus*; 3 — дерен Натела; 4 — лещина рогатая.

корни, выступающие из земли на высоту до 3 м, благодаря этому деревья способны противостоять сильным бурям.

## Калифорнийские леса из мамонтовых деревьев

Густые, высокие (свыше 100 м) леса из вечнозеленых мамонтовых деревьев, или секвой вечнозеленых (*Sequoia sempervirens*), встречаются на хорошо удерживающих воду почвах в прибрежных районах от

Араукарии узколистной (*Araucaria angustifolia*), образующие в чилийских Андах великолепные живописные леса





Орегона до северо-западной Калифорнии на высоте до 700 м над уровнем моря. Другие деревья, в частности *Lithocarpus*, играют подчиненную роль. Из кустарников встречаются только дерен Натела (*Cornus nuttallii*) и несколько чаще лещина рогатая (*Corylus cornuta*). Вечнозеленое мамонтово дерево — одна из самых продуктивных хвойных пород; за 30 лет растение может вырасти в высоту до 24 м. Возраст самых крупных деревьев достигает 500, а отдельных экземпляров — даже 1800 лет!

Но одни из самых величественных лесов нашей планеты — леса из мамонтовых деревьев гигантских (*Sequoiadendron giganteum*) на юго-западе горного хребта Сьерра-Невада в Калифорнии. Мамонтово дерево гигантское может быть высотой до 85 м при диаметре ствола свыше 3 м. Всего известно 32 небольших ареала этого вида растений. Максимальный их возраст оценивают в 3000—5000 лет. По высоте и обхвату эти деревья-великаны значительно превосходят другие растущие вместе с ними хвойные древесные породы — сосну Ламберта, или сахарную (*Pinus lambertiana*), и пихту одноцветную (*Abies concolor*), хотя они тоже весьма внушительной высоты. Леса из *Sequoiadendron giganteum* только условно можно причислить к влажным лесам; их современные ареалы находятся между ареалами сухих и горных хвойных лесов.

## Южноамериканские влажные леса

Влажные леса занимают большие площади в Чили преимущественно на юге страны, на островах Хуан-Фернандес и в некоторых прибрежных районах, увлажняемых туманами. На юге, в провинции Вальдивия (42—43° ю. ш.), леса имеют явно выраженный субтропический характер: они развиты столь же пышно, как и тропические дождевые леса, а по продуктивности (массе древесины) превосходят их. Наряду с тропическими растениями здесь господствуют южный, или антарктический, бук (*Nothofagus*), а также виды *Weinmannia* — рода из тропического семей-

ства Cunoniaceae; на освещенных участках развиваются бамбуки. Из лиан наиболее приметна *Hortensia scandens*, имеющая стебли толщиной в руку и белые цветки. Растут здесь также эпифитные папоротники, орхидеи и бромелии.

В горных областях Бразилии, Парагвая и Уругвая леса, подобные лавровым, образует падуб парагвайский (*Ilex paraguariensis*). К аналогичным растительным сообществам относятся и леса из араукарий (*Araucaria*). Особенно характерные ландшафты определяются развитием древостоев из араукарии чилийской (*A. araucana*) с зонтиковидной кроной.

## Влажные леса Австралии, Тасмании и Новой Зеландии

На востоке Австралии узкой прибрежной полосой через весь Новый Южный Уэльс тянутся влажные леса. На юге штата Виктория они приобретают характер умеренно теплых лесов благодаря растущим здесь антарктическому буку (*Nothofagus cunningghamii*) и древовидному папоротнику *Dicksonia antarctica*. Встречаются и разные эвкалипты. На Тасмании влажные леса флористически богаче.

Во влажных лесах Новой Зеландии нет ни одного местного вида эвкалипта или акации, которые свидетельствовали бы о том, что эти острова отделились от Австралии очень давно. Наряду с хвойными деревьями, такими, как ногоплодники (*Podocarpus*) (некоторые из них имеют широкую, листоподобную хвою) и родственные им виды дакридиума (*Dacrydium*), на севере страны в составе лесов известную роль играют *Beilschmiedia* из семейства лавровых и *Acanthopanax* из семейства аралиевых, а также виды родственного араукариям рода агатис (*Agathis*). Под кронами деревьев помимо представителей семейства крапивных (*Urticaceae*) растут многие древовидные папоротники, типичные папоротники, плауны (*Lycopodium*) и мхи. На юге Новой Зеландии, где климат умеренный, но зимних морозов не бывает, встречаются леса из антарктического бука.



# Зона летнезеленых лиственных лесов

В отличие от зоны бореальных хвойных лесов зона летнезеленых лиственных лесов не представляет собой сплошного пояса, охватывающего все северное полушарие. Она занимает лишь те части континентов, которые характеризуются умеренно прохладным морским (океаническим) климатом. Эти регионы издавна подвергались сильному воздействию со стороны человека; именно здесь находятся основные промышленно развитые государства, равно как и страны с наибольшей плотностью населения.

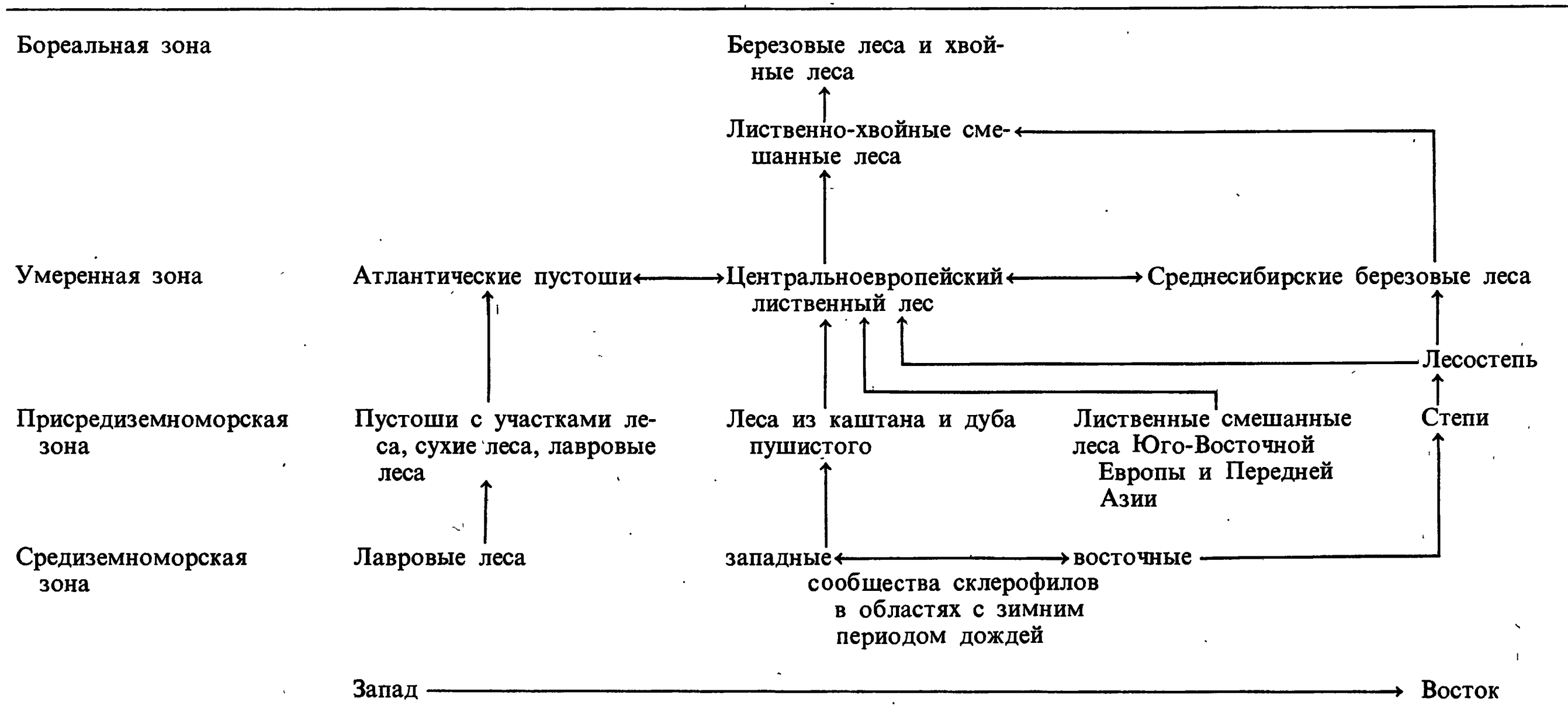
Для того чтобы представить себе прежнее распространение и непрерывность лиственных лесов в Центральной Европе, необходимо мысленно перенестись во времена, предшествовавшие средним векам. На стр. 73—74 мы уже говорили об этом, там же было убедительно показано, что по мере заселения этой территории и хозяйственного ее освоения от сплошных лесов остались лишь небольшие участ-

ки в отдаленных от дорог местах, на непригодных для земледелия местообитаниях и в горах. В результате неоднократного выжигания и продолжавшегося веками хозяйственного использования почти все древостой на обширных площадях подверглись изменению; в наши дни внешний вид таких ландшафтов определяют пашни, пастбища и остатки лесов.

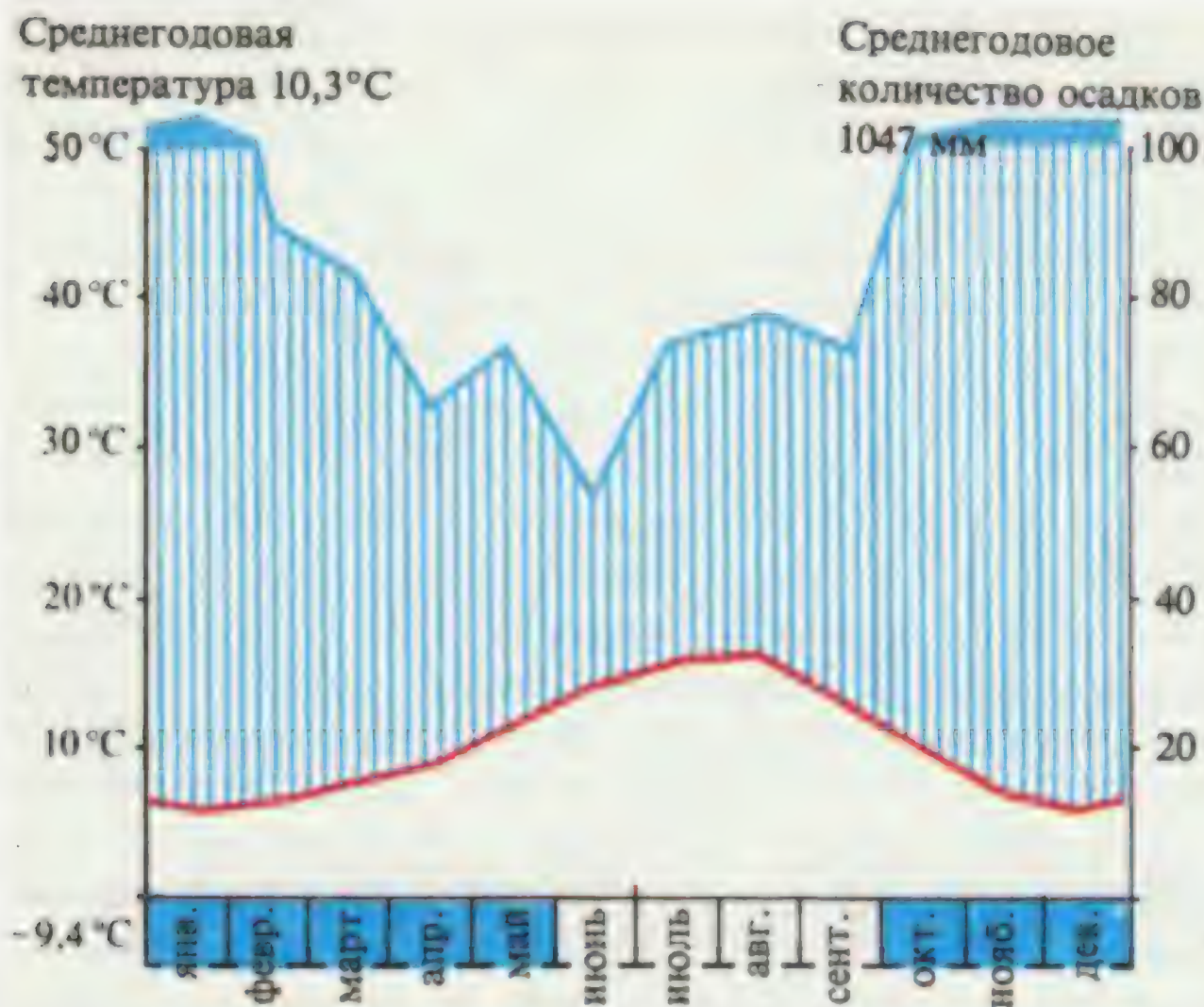
В зависимости от высоты составляющих их деревьев и подлеска в лиственных лесах различают один-два древесных яруса, ярус кустарников и образованный травами разной величины травянистый ярус. Весной, особенно до появления листьев на деревьях, можно видеть множество цветущих луковичных и имеющих клубни растений (геофитов), для развития которых необходим солнечный свет, в это время года проникающий до поверхности почвы. Мхи встречаются преимущественно на пнях и скалах.

Таблица 3

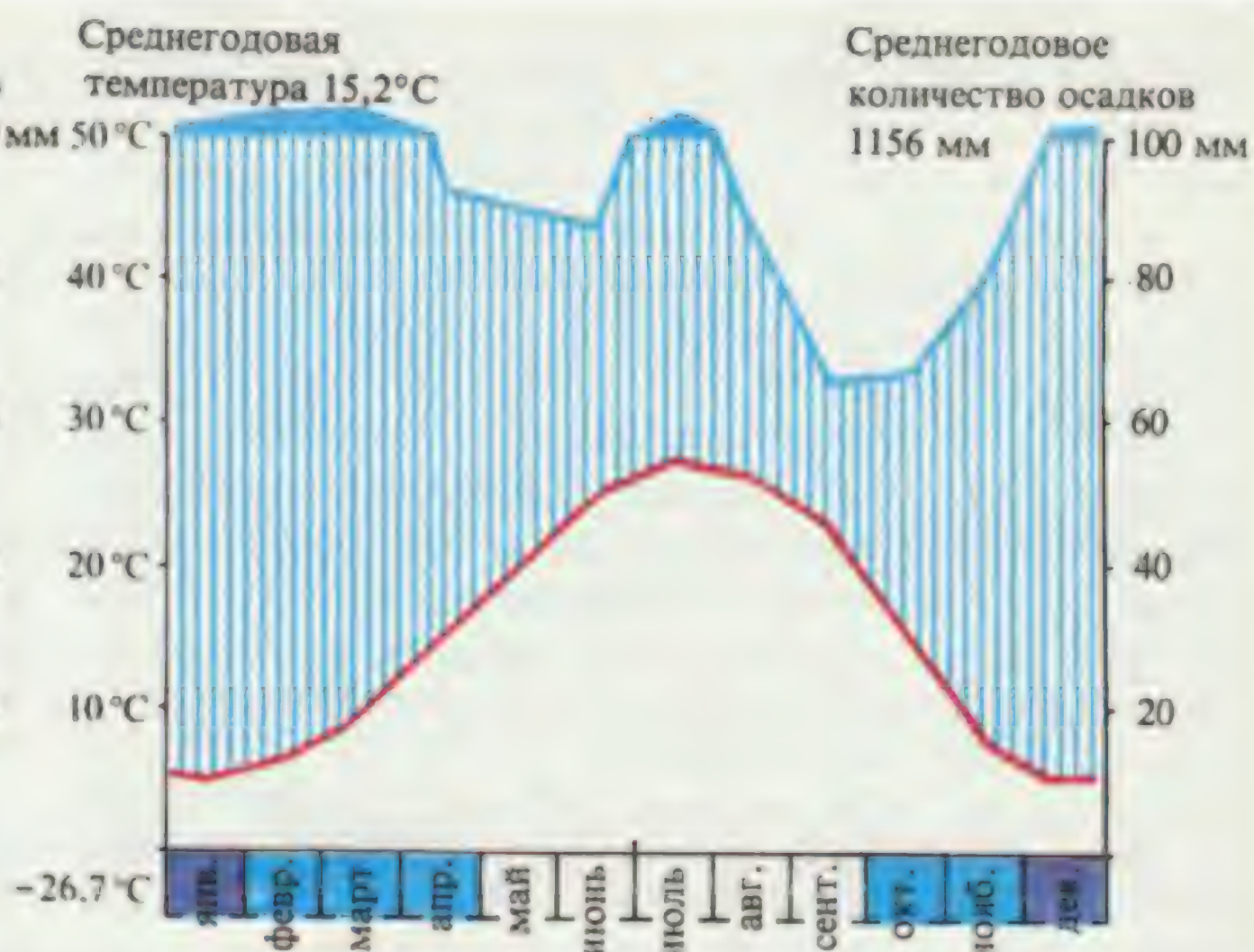
Ботанико-географические связи летнезеленых лиственных смешанных лесов западной части Евразии



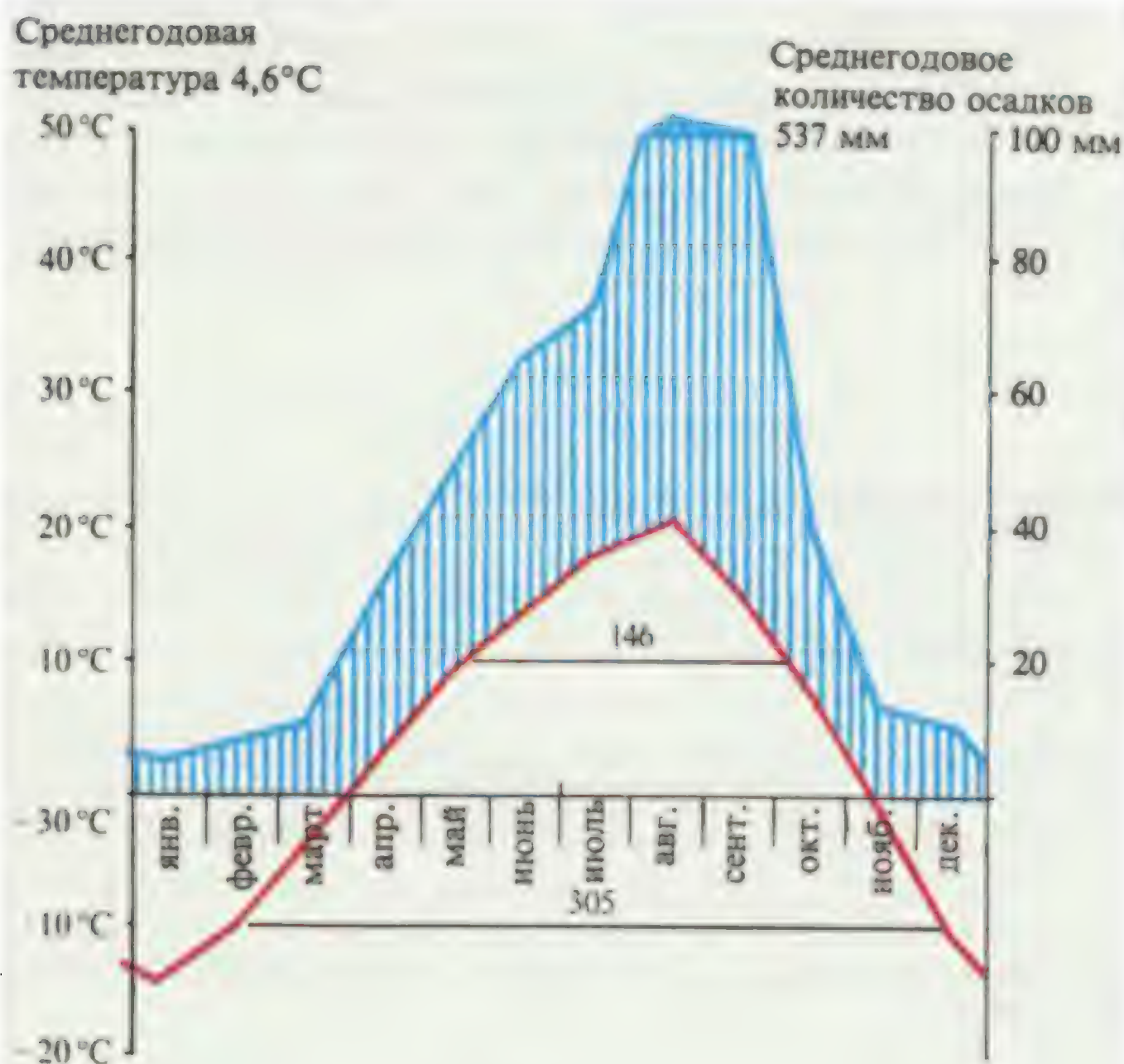




Корк, Ирландия



Ноксвилл /299 м/, Теннесси (США)



Владивосток /29 м/, СССР

Климатодиаграммы области дубово-березовых лесов Западной Европы, а также североамериканской и восточноазиатской областей летнезеленых лиственных лесов

Лиственным лесам отведена важнейшая роль в природе — они регулируют водный режим местности. Только в период развития листвы кроны де-

ревьев удерживают свыше 10% воды, поступающей в виде осадков. В районах, граничащих со степями, лиственные деревья потребляют практически всю влагу осадков, а в Центральной Европе 50—60% ее. Способность леса удерживать воду особенно заметна там, где из-за неразумных хозяйственных действий человека в горных областях лес свели на больших площадях. Следствием были разрушительные наводнения.

О способности лесов «выравнивать» климатические условия можно судить по тому, что на безлесных территориях средняя максимальная дневная температура выше (до 11°C), а средняя минимальная — ниже (на 2—3°C), чем в лесу. Из-за того что скорость ветра в лесу невысока, а почва защищена от непосредственного попадания солнечных лучей, днем в лесу прохладнее, чем на открытых местах.

**Размеры и границы.** Отсутствие летнезеленых лиственных лесов во внутренних частях материков объясняется их зависимостью от морского климата. Такие леса растут на востоке Северной Америки, в районах Восточной Азии с умеренным климатом и в Европе, примыкая к бореальной зоне. В Северной Америке и Восточной Азии области их распространения тянутся с севера на юг примерно на 2500 км вплоть до территорий, занятых влажными лесами, причем по мере удаления от моря и уменьшения количества выпадающих осадков лиственные леса переходят в безлесные пространства с травянистым растительным покровом: в степи или соответственно в прерии. Здесь также имеются разные растительные

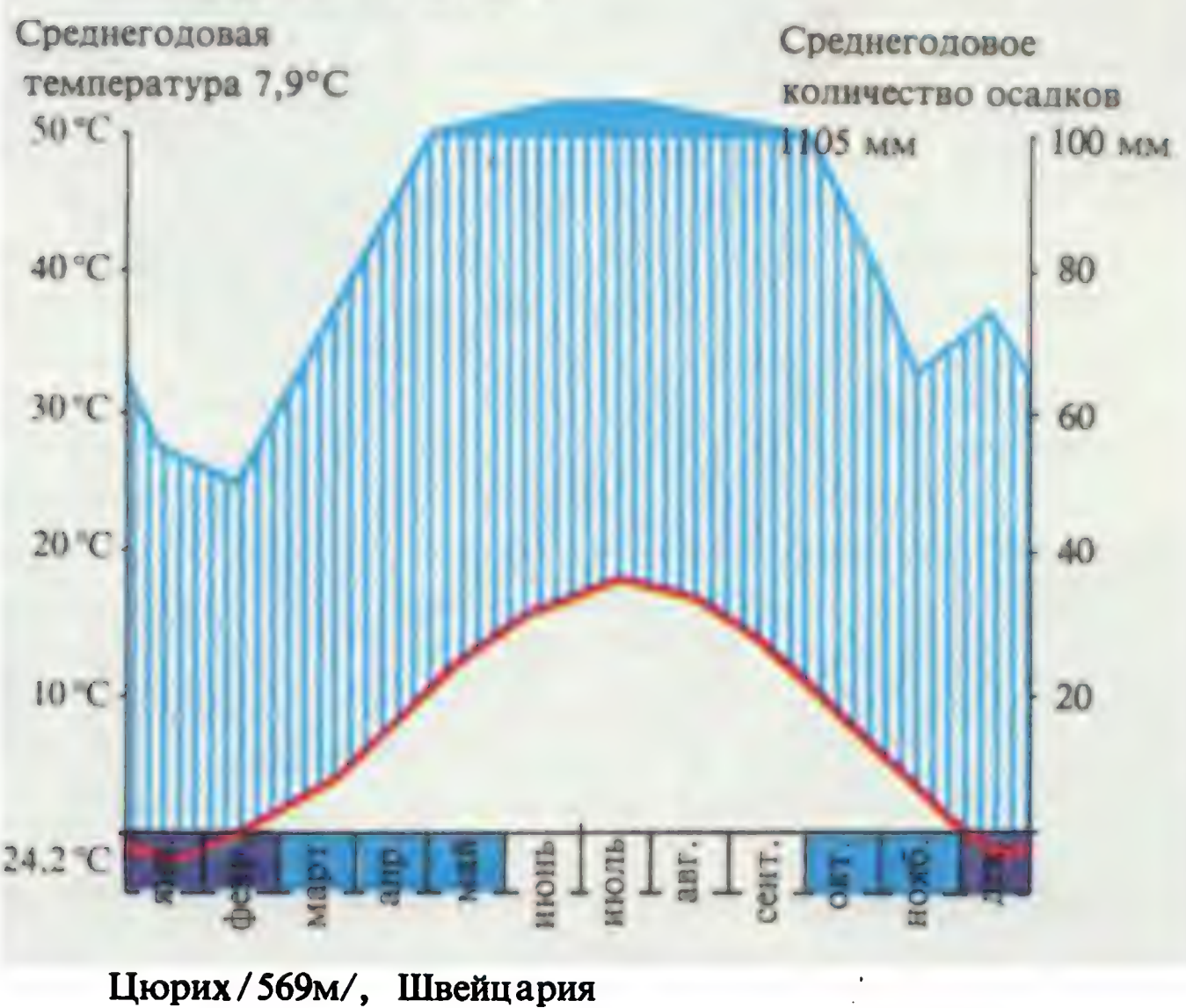
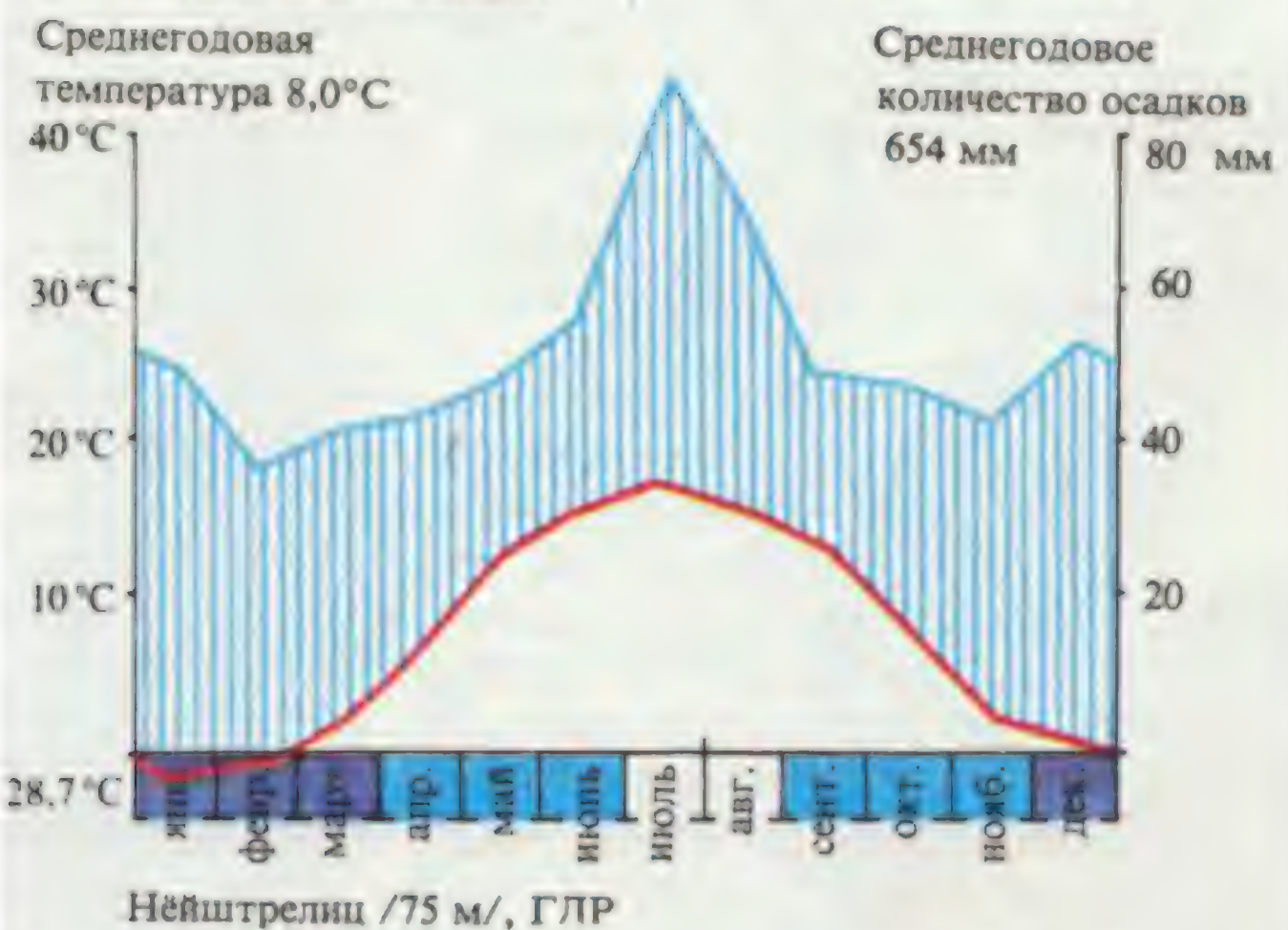
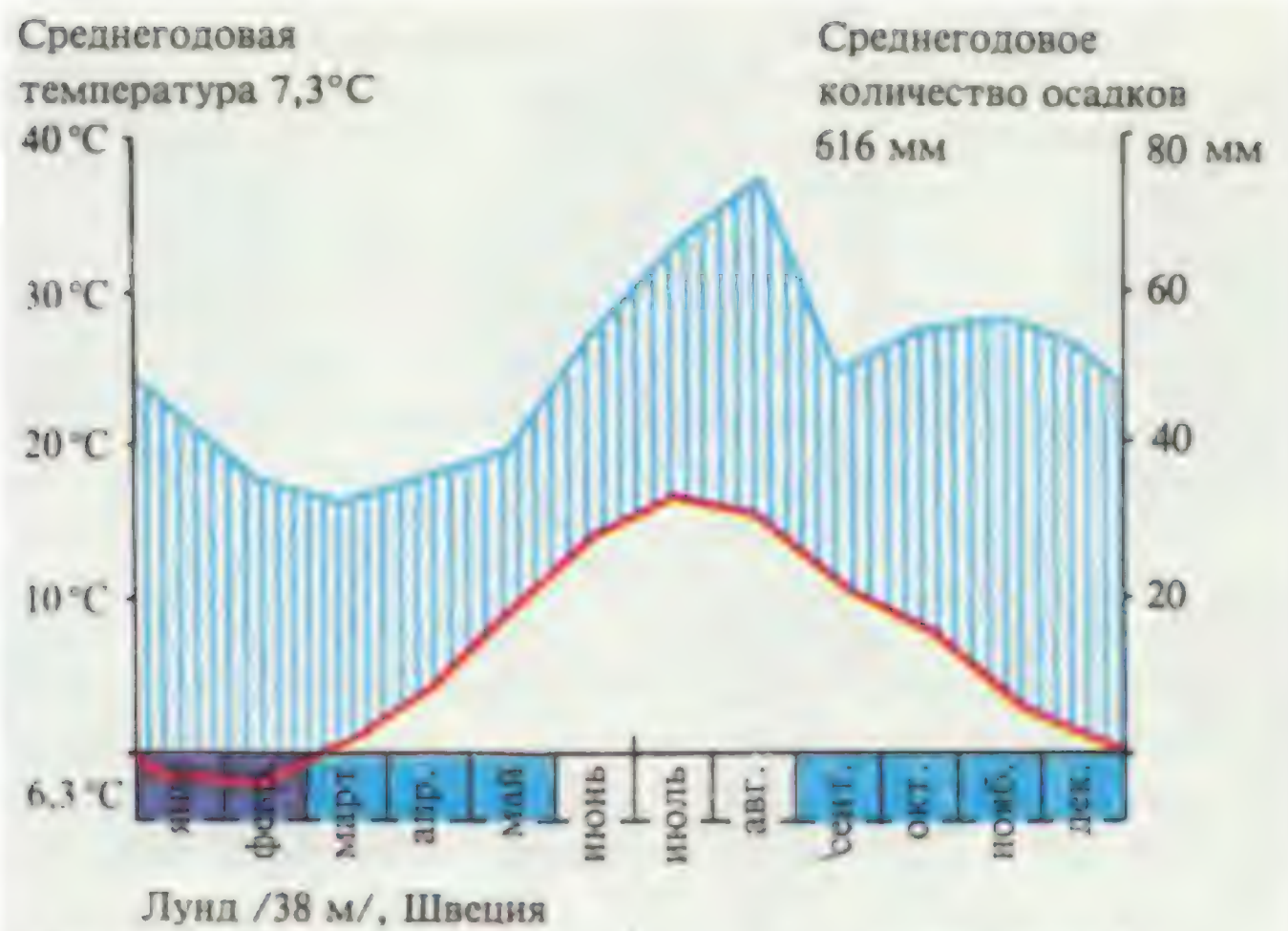


сообщества переходного (между лесом и степью) типа.

Область европейских лиственных лесов простирается от атлантического побережья Пиренейского полуострова до южных районов Скандинавии (до  $58^{\circ}$  с. ш.) и, следовательно, заходит на север дальше, чем аналогичные области Северной Америки (до  $50^{\circ}$  с. ш.) и Восточной Азии (до  $54^{\circ}$  с. ш.). Это объясняется влиянием теплого течения Гольфстрим. С увеличением континентальности климата область лиственных лесов на востоке сужается и выклинивается уже около Днепра, далее на восток она продолжается в виде узкой полосы, заходя за Уральские горы. На севере с ней граничат бореальные хвойные леса. В пограничных районах хорошо представлена полоса смешанных хвойно-лиственных лесов — она тянется от юга Швеции через низовья Невы до низовьев Камы и до Свердловска. На юге зона летнезеленых лиственных лесов отделена от сообществ жестколистных растений Средиземноморья так называемой присредиземноморской переходной полосой фитоценозов, а на юго-востоке — континентальными степями. Разумеется, и здесь имеется немало переходных растительных сообществ, и часто в районах контакта ее со степью возникает мозаичное чередование участков лиственных лесов и степи, иными словами, лесостепь.

**Климат.** Летнезеленые лиственные леса произрастают в умеренной климатической зоне северного полушария, где осадки выпадают в течение всего года (см. климатодиаграммы). Для развития сбрасывающих листву деревьев необходим теплый вегетационный период продолжительностью 4—6 месяцев и с достаточным количеством осадков, а также не слишком холодный 3—4-месячный зимний период. Повторяющиеся из года в год зимние холода приводят к временному прекращению роста растений, что проявляется в ежегодной потере листвы. Но это свойство растений получило наследственное закрепление в ходе их исторического развития, поэтому листопад у таких деревьев и кустарников происходит и в тех случаях, когда их выращивают в теплицах, где они защищены от холодов.

Граница между летнезелеными лиственными лесами и степями определяется прежде всего летним недостатком влаги во внутренних районах континентов, а граница с бореальными хвойными лесами — поздними заморозками, которые отрицательно сказываются на подросте и цветках. Для нормального развития лиственных древесных растений необходим вегетационный период не менее 120 дней.





В разных частях зоны летнезеленых лиственных лесов климатические условия не одинаковы. Так, прилегающие к океану области Европы характеризуются прохладным и продолжительным летом и мягкой зимой (средняя температура наиболее холодного месяца  $+2^{\circ}\text{C}$ ); в этих местах у растений не бывает периода полного покоя (см. климатодиаграмму Корка). Многие травы, надземные части которых в Центральной Европе зимой отмирают, здесь в течение зимы остаются зелеными, и ареалы зимнезеленых растений дальше всего заходят на север. В удаленных от морских побережий районах Центральной Европы, где климат субокеанический, лето также еще умеренно теплое, а зима относительно мягкая (средняя температура самого холодного месяца от  $+2$  до  $-3^{\circ}\text{C}$ ), однако колебания температуры в течение суток ( $15-20^{\circ}\text{C}$ ) оказываются значительно большими, чем на побережьях. На составе растительного покрова прежде всего сказываются местные особенности климата, например экспозиция склонов, их крутизна, высотное положение, а также экстремальные проявления тех или иных климатических факторов (зимних стуж, летней засухи).

В еще более удаленных от побережий районах климат становится все более континентальным. Высокие летние (средняя температура самого теплого месяца выше  $20^{\circ}\text{C}$ ) и низкие зимние температуры (средняя температура самого холодного месяца до  $-6^{\circ}\text{C}$ ), а также уменьшение количества осадков (до 450 мм в год) оказываются предельными для существования древесных растений.

Климатические условия, близкие субатлантическому климату Центральной Европы, характеризуют также области лиственных лесов Восточной Азии и Северной Америки. Но обеим областям свойственны значительно более высокие летние температуры (средняя температура самого теплого месяца до  $26^{\circ}\text{C}$ ). Для климата Аппалачей характерны относительно обильные летние осадки (до 1000 мм) и сухая осень, из-за великолепной окраски листвы деревьев в эту пору называемая «индейским летом». Теплое лето, но значительно более мягкая зима (средняя температура наиболее холодного месяца  $+2^{\circ}\text{C}$ ) характеризуют гумидные климатические условия областей летнезеленых лиственных лесов на севере Японии и в Корее. Летнее обилие осадков (выше 100 мм в месяц), но относительно бедная осадками и холодная зима типичны для материковой восточноазиатской области листопадных лесов (ср. климатодиаграммы Ноксвилла и Владивостока).

**Почвы.** При тех климатических условиях, о которых мы только что говорили, разрушение органических веществ происходит медленно, и опавшие листья

образуют лесную подстилку, под которой находится зона выветривания почвы, в верхних частях обогащенная гумусом. В целом осадков бывает недостаточно, чтобы в результате растворения гуминовых кислот, содержащихся в гумусе, вымыть из почвы соединения железа, поэтому гидроокислы железа обволакивают почвенные частицы и придают им типичную бурую окраску. В зависимости от проявления действия местных факторов (состав материнских почвообразующих пород, влияние грунтовых вод) бурые почвы могут заменяться оподзоленной почвой или дерново-карбонатной (так называемой рендзиной), а также — в заболоченных районах — глеевидной или глеевой почвами.

В близких к морю областях обильные осадки полностью вымывают из верхних горизонтов почвы соединения железа (процесс подзолообразования) и вызывают накопление их в виде темно-коричневых «ортштейновых гнезд», или ортштейна, в более глубоких слоях. Такие почвы называют подзолами. Плотные, содержащие ортштейн слои препятствуют проникновению сквозь них корней. В отличие от бурых почв они могут быть заселены только теми древесными растениями, корни которых расположены в верхних почвенных слоях; поэтому растительный покров здесь представлен главным образом пустошами (верещатниками).

Большое содержание минеральных веществ и гумуса в большинстве лесных почв обуславливает высокую продуктивность таких местообитаний. Это обстоятельство издавна приводило к раскорчевке лесов и использованию лесных почв для нужд сельского хозяйства, что, однако, способствовало весьма серьезному, а часто необратимому нарушению биологического равновесия — уничтожались растительные сообщества, способствовавшие возникновению и сохранению этих почв. При сельскохозяйственном использовании почв содержание в них минеральных веществ и гумуса не снижается только в тех случаях, если почвы обильно удобряют и разумно обрабатывают. Продолжавшаяся столетиями эксплуатация почв послужила причиной сильного их изменения и возникновения новых типов почв. Подзолы многих западноевропейских районов, ныне покрытых пустошами, возникли в те далекие времена, когда леса выжигали.

## Европейские летнезеленые лиственные леса

Ярус деревьев европейских лиственных лесов состоит в первую очередь из бука (*Fagus*), граба (*Carpi-*

*Древесные растения европейских лиственных лесов*



Клен  
ложноплатановый  
*Acer  
pseudoplatanus*

Липа  
сердцелистная  
*Tilia cordata*

Граб  
обыкновенный  
*Carpinus  
betulus*

Бук  
лесной  
*Fagus  
sylvatica*

Вяз гладкий  
*Ulmus laevis*

Ясень обыкновенный  
*Fraxinus excelsior*

Пихта  
белая  
*Abies alba*

Каштан настоящий  
*Castanea sativa*

Падуб  
остро-  
листный  
*Ilex  
aquifo-  
lium*

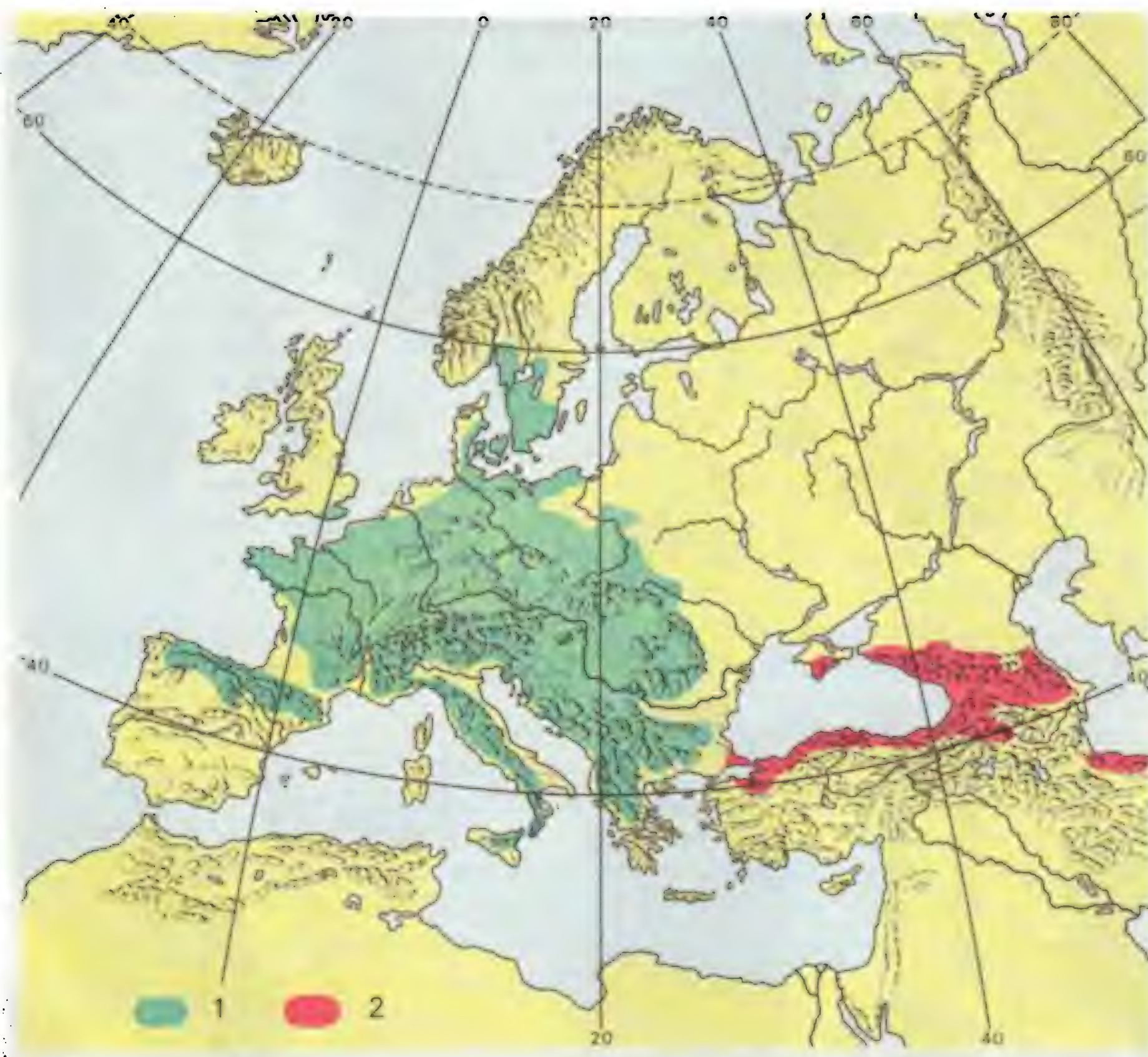
Дуб  
череш-  
чатый  
*Quercus  
robur*

Хмелеграб  
обыкновенный  
*Ostrya  
carpinifolia*

Рябина  
глоговина  
*Sorbus torminalis*







Распространение бука лесного (*Fagus sylvatica*) (1) и бука восточного (*Fagus orientalis*) (2)

*nus*), дуба (*Quercus*) и липы (*Tilia*). В некоторых местобитаниях к этим основным лесообразующим породам добавляются клен (*Acer*), ясень (*Fraxinus*), вяз (*Ulmus*), береза (*Betula*), ольха (*Alnus*), тополь (*Populus*) и ива (*Salix*); в результате образуются особые типы леса. В областях, пограничных с бореальной зоной, встречаются сосна (*Pinus*) и ель (*Picea*), причем первая на бедных почвах территорий, сформировавшихся в ледниковый период, оказывается ландшафтным растением. В горах растут также тисс (*Taxus*) и пихта (*Abies*).

Помимо деревьев в состав флоры древесных растений входят многочисленные кустарники, главным образом представители родов бузина (*Sambucus*), калина (*Viburnum*), жестер (*Rhamnus*), лещина (*Corylus*), дикие виды плодовых растений, бересклет (*Euonymus*), жимолость (*Lonicera*), дерен (*Cornus*), барбарис (*Berberis*), бирючина (*Ligustrum*) и волчье лыко (*Daphne mezereum*).

Весьма заметные различия в климатических условиях разных районов Центральной Европы обуслов-

ливают явно выраженное подразделение ее лиственных лесов на западные и восточные, которое проявляется, например, в распространении бука лесного (*Fagus sylvatica*). Подобно дубу скальному (*Quercus petraea*), клену ложноплатановому (*Acer pseudoplatanus*) и липе крупнолистной (*Tilia platyphyllos*), эта древесная порода, растущая в областях с морским климатом, распространилась в глубь континента лишь до восточных предгорий Карпат, прилегающих к Висле районов и Мазурского побережья. Напротив, дуб черешчатый (*Q. robur*), клен платановидный (*A. platanoides*) и дикие виды плодовых растений проникли до Урала. Граб обыкновенный (*Carpinus betulus*) и дуб скальный оказываются лесообразующими породами лишь там, где распространение бука подавлено. Обе породы менее влаголюбивые и более зимостойкие, чем бук, что и позволяет им образовывать леса в Восточной Европе и в сухих областях Центральной Европы. В их состав обычно входит более морозоустойчивая липа сердцелистная (*Tilia cordata*). Поэтому различают западную, субатлантическую зону буковых лесов и восточную, сарматскую зону лесов из дуба, граба и липы сердцелистной (см. рисунки на стр. 204 и 207).





Буковый лес на крутом склоне.

В таких лесах в отдельных районах Центральной Европы встречается тисс ягодный (*Taxus baccata*), растущий в виде невысокого дерева.

Хотя бук приурочен к областям с морским климатом, его нет в прибрежных районах Западной Европы, поскольку он не растет на сильно выщелоченных почвах. В этих местностях преобладают смешанные дубовые леса, в состав которых (из-за мягких зим) входят многие вечнозеленые растения, в том числе падуб остролистный (*Ilex aquifolium*), морозник (*Helleborus*) и плющ обыкновенный (*Hedera helix*). Однако видовой состав таких лесов отличается от состава восточных смешанных дубовых лесов, где вечнозеленых растений нет. Вместе с тем проявления местных климатических особенностей приводят к тому, что ареалы многих видов местами как бы внедряются один в другой. Так, в области распространения буковых лесов нередко встречаются участки восточных смешанных дубовых лесов.

Различия обнаруживаются не только между лесами западных и восточных, но также северных и южных районов Европы; последние определяются преимущественно развитием флоры в послеледниковое время. На юге Скандинавии господствуют сильно осветленные, чередующиеся с лугами леса типа рош. Лиственные леса равнин, находящиеся южнее, несколько беднее видами, чем смешанные лиственные леса горных районов. На больших высотах

Среднегерманских гор последние сменяются еловыми лесами, очень похожими на еловые леса бореальной зоны.

Смешанные лиственные леса южной окраины Альпийских гор (северная Италия) значительно богаче видами, чем соответствующие типы лесов Центральной Европы. Здесь встречаются многие деревья и кустарники, которые в Центральной Европе вымерли в ледниковый период. Нивелирующее влияние озер северной Италии и швейцарского кантона Тичино (Тессин), действие северного фена и южная экспозиция склонов создают исключительно благоприятные условия для развития растений. Здесь доминируют в первую очередь тепло- и влаголюбивые растения карстовых местообитаний, такие, как хмелеграб обыкновенный (*Ostrya carpinifolia*), каркас южный (*Celtis australis*), дубы пушистый и австрийский (*Quercus pubescens* и *Q. cerris*), ясень белый (*Fraxinus ornus*), каштан настоящий (*Castanea sativa*) и скумпия (*Cotinus coggygria*). В Балканах встречаются также платан (*Platanus orientalis*) и конский каштан (*Aesculus hippocastanum*).

В отличие от восточноазиатской и североамериканской областей европейская область лиственных лесов флористически относительно бедна, и представители многих родов, характерных для лиственных лесов этих двух континентов, здесь полностью отсутствуют. Это объясняется влиянием оледенения (см. стр. 67). Высокие горные хребты Альпийской системы были непреодолимым препятствием, поэтому многие виды, произраставшие в Центральной Европе до оледенений и между ними, не смогли отступить на юг при наступлении ледника. Но о том, что в прежние времена здесь можно было найти представителей многих родов, свидетельствуют многочисленные находки ископаемых растений. В состав флоры Центральной Европы некогда входили магнолии, рододендрон, фикусы и др. В настоящее время остатки флоры, не подвергшейся воздействию ледника, обнаруживаются в Испании, на побережье Адриатического моря, в северной Греции, но главным образом западнее и южнее Кавказских гор (Колхида) (см. стр. 195).

**Буковые леса.** Из всех климатически обусловленных типов лесов Центральной Европы важнейшим оказывается буковый лес. Его ареал охватывает как Среднегерманские горы и более высокие горные районы Средиземноморья, так и область Балтийской моренной гряды. В областях с континентальным климатом развитию бука лесного (*Fagus sylvatica*) препятствуют поздние заморозки и недостаток влаги.

Буковые леса встречаются в местообитаниях, характеризующихся средним уровнем обеспеченности



Число видов основных древесных пород в европейских лиственных лесах

Род	Общее число видов в роде	В Цент- ральной Европе	Общее распространение
Бук ( <i>Fagus</i> )	10	1	Восточная Азия, Передняя Азия, Северная Америка
Граб ( <i>Carpinus</i> )	26	1	1. Теплые области и области с умеренным климатом Восточной Азии 2. Приатлантическая Северная Америка, Мексика
Дуб ( <i>Quercus</i> )	Более 300 (200—600*)	4	1. Листопадные: Восточная и Юго-Восточная Азия, приатлантическая Северная Америка 2. Вечнозеленые: как в п. 1, но кроме того: Средиземноморская область и Калифорния. Ареал дуба простирается на юг до Индонезии и Эквадора!
Липа ( <i>Tilia</i> )	18—65*	2	1. Внетропические области Восточной Азии 2. Приатлантические и южные области Северной Америки до Мексики 3. Юго-Восточная Европа до Передней Азии
Клен ( <i>Acer</i> )	Более 200	4	1. Внетропические области Восточной Азии, Западный Китай 2. Северная Америка: области, прилежащие к Атлантическому и Тихому океанам (В Европе 11 видов, в Америке 16 видов, в Восточной Азии 76 видов)
Ольха ( <i>Alnus</i> )	Около 30	3	1. Приатлантические и центральные области Северной Америки (16 видов) 2. Восточная Азия (6 видов)
Береза ( <i>Betula</i> )	33	4	Северная зона с умеренным и прохладным климатом, особенно в Восточной Азии, Северной Америке, Сибири
Тополь ( <i>Populus</i> )	Около 160	3	Северная зона с умеренным климатом; особенно в Восточной Азии, Средиземноморской области и в Северной Америке — в областях, прилежащих к Атлантическому и Тихому океанам
Вяз ( <i>Ulmus</i> )	16—45*	3	1. Приатлантическая Северная Америка 2. Восточная и Центральная Азия
Пихта ( <i>Abies</i> )	Около 50	1	Восточная Азия (16 видов), прилежащие к Атлантическому и Тихому океанам области Северной Америки (12 видов), Южная Европа и Северная Африка (10 видов)
Тисс ( <i>Taxus</i> )	8	1	1. От Восточной Азии через Юньнань до Гималаев (3 вида) 2. Северная Америка: области, прилежащие к Атлантическому и Тихому океанам, до Мексики (4 вида)

\* В зависимости от понимания объема вида разными исследователями.

питательными веществами и водой; они растут почти на всех лесных почвах, исключая подзолистые и очень сырые. Сквозь густую листву этих лесов, напоминающих огромные залы с многочисленными колоннами, до почвы доходит не более 2% солнечного света; под их пологом способны расти только теневыносливые растения. Поэтому здесь в напочвенном ярусе трав встречаются прежде всего те, что успевают завершить развитие вегетативных органов до полного распускания деревьями листвы. Таковы, например, пролесник многолетний (*Mercurialis perennis*), сочевичник весенний (*Orobus vernus*, = *Lathyrus vernus*) и ясменник душистый (*Asperula odorata*, = *Galium odoratum*). Типичные спутники бука — виды зубянки (*Dentaria*). После распускания деревьями листвы развиваются главным образом злаки, в том числе перловник одноцветковый (*Melica uniflora*) и колосняк европейский (*Elymus europaeus*, = *Hordeum europaeus*), а также крупные многолетние травы и папоротники. Некоторые из них, такие, как

косогорник пурпуровый (*Prenanthes purpurea*) и купена мутовчатая (*Polygonatum verticillatum*), встречаются только в горах, так же как пихта белая (*Abies alba*). Повсеместно наблюдаемое в наши дни сокращение распространения пихты белой связано с вырубкой лесов, поскольку пихта очень чувствительна к любым изменениям водного режима местообитаний.

В зависимости от положения на разных высотах и от особенностей конкретных местообитаний можно выявить разные варианты буковых лесов. Леса с перловником распространены в первую очередь в области Балтийской моренной гряды. Буковые леса известковых местообитаний, развивающиеся на дерново-карбонатных почвах (рендзинах), встречаются на выходах триасовых и юрских известняков, например, в Тюрингии, на Швабском Альбе, Швейцарской Юре, а также на Известняковых Альпах. В этих лесах нередко можно встретить орхидеи, характерные для присредиземноморской зоны, например





виды пыльцеголовника (*Cephalanthera*), и немало растений теплолюбивых смешанных дубовых лесов. Множество растений, цветущих ранней весной, придают удивительную красоту этим лесам, еще не распустившим листья. В западных и юго-западных районах Центральной Европы встречаются также вечнозеленые растения, например волчник лавровый (*Daphne laureola*) и молочай миндалевидный (*Euphorbia amygdaloides*).

Особую форму представляют собой тиссово-буковые леса, растущие на каменисто-щебнистых, мергелистых и известковых почвах крутых склонов. Прежде тисс (*Taxus baccata*) встречался гораздо чаще. Однако со временем множество этих хозяйственно ценных, но медленно растущих деревьев было вырублено, и теперь тисс встречается крайне редко. Наиболее крупные участки, где растет тисс, в настоящее время сохранились в Эйхфельде (ГДР) и в Швейцарии.

В буковых и буково-пихтовых горных лесах к лесообразующим породам присоединяется клен ложноплатановый (*Acer pseudoplatanus*), а в самых высоких участках — ель обыкновенная (*Picea abies*). На сырых силикатных почвах Среднегерманских гор

Распространение граба обыкновенного (*Carpinus betulus*) (1) и липы сердцелистной (*Tilia cordata*) (2)

растут буковые леса, однако в настоящее время они в значительной мере превратились в еловые. Скудность питательных веществ в нередко уже оподзоленных почвах сказывается и на составе травянистого яруса растений, обедняя его. Обычно здесь растут индикаторы кислых и бедных почв: черника (*Vaccinium myrtillus*), щучка извилистая (*Deschampsia flexuosa*), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*) и ожика беловатая (*Luzula albida*, = *L. luzuloides*).

**Леса крутых склонов и ущелий.** На хорошо увлажняемых, богатых питательными веществами, высокопродуктивных местообитаниях буковые леса сменяются лесами крутых склонов и ущелий, богатыми листовыми древесными породами с ценной древесиной. Такие леса растут прежде всего в Среднегерманских горах на богатых гумусом мощных почвах. В ярусе деревьев преобладает клен ложноплатановый (*Acer pseudoplatanus*), а в наземном ярусе бросаются в глаза крупнолистные теневыносливые многолетние травы — волжанка обыкновенная (*Arun-*



Аронник пятнистый  
*Arum maculatum*

Хохлатка  
полая  
*Corydalis cava*

Бело-  
цветник  
весенний  
*Leucojum  
vernum*

Лук  
медвежий  
*Allium  
ursinum*

Гусиный  
лук желтый  
*Gagea lutea*

Медуница  
лекарст-  
венная  
*Pulmonaria  
officinalis*

Сочевичник  
весенний  
*Orobus  
vernus*

Волчье  
лыко  
*Daphne  
mezereum*

Растения центральноевропейских лиственных лесов, цветущие ранней весной

*cus vulgaris*, = *A. dioicus*), ветроопыляемый василисник водосборолистный (*Thalictrum aquilegifolium*) и великолепный лунник оживающий (*Lunaria rediviva*). В защищенных местах развиваются также зимнезеленые папоротники: листовик сколопендровый (*Phyllitis scolopendrium*) и многорядник шиповатый (*Polystichum aculeatum*). В более высоких местах Среднегерманских гор и Альп к ним добавляются растения высокотравья, обитающего по берегам ручьев: крупнолистная аденостилис чесночная (*Adenostyles alliariae*), цветущая голубыми цветками цистербита альпийская (*Cicerbita alpina*) и имеющий белые цветки лютик платановидный (*Ranunculus platanifolius*, = *R. aconitifolius* var. *platanifolius*).

Иной флористический состав характеризует кленово-липовые леса, растущие на богатых основаниями каменистых местообитаниях щебнистых склонов Среднегерманских гор и крутых склонах речных долин (долин прорыва). Здесь встречаются виды, свойственные теплолюбивым лесным сообществам. Типичны для этих лесов липа крупнолистная (*Tilia platyphyllos*) и горошек лесной (*Vicia sylvatica*).

**Дубово-грабовые леса.** Еще более теплые местообитания равнин и склонов заняты дубово-грабовыми лесами при условии, что в почвах достаточно питательных веществ. Различают дубово-грабовые леса с дубом скальным и дубом черешчатым. Дуб черешчатый (*Quercus robur*) и граб обыкновенный (*Carpinus betulus*) в отличие от дуба скального (*Q. petraea*) и бука лесного (*Fagus sylvatica*) способны расти на сырых почвах, поэтому дубово-грабовые леса с дубом черешчатым можно встретить прежде всего на местообитаниях, на которые оказывают влияние грунтовые воды. Напротив, дубово-грабовые леса с дубом скальным обычны для сравнительно сухих местообитаний, лесов, мергелей и богатых основаниями коренных горных пород, верхние слои которых относительно бедны питательными веществами.

Веками дубово-грабовые леса интенсивно использовались человеком; на их современном облике отразились выпас скота и ведение низко- и средне-ствольного лесного хозяйства. Для этих так называемых крестьянских лесов характерны многочисленные молодые побеги пнёвой поросли граба, дуба и липы сердцелистной (*Tilia cordata*), которая всегда растет вместе с грабом.





Растения теплолюбивых лиственных лесов Центральной Европы

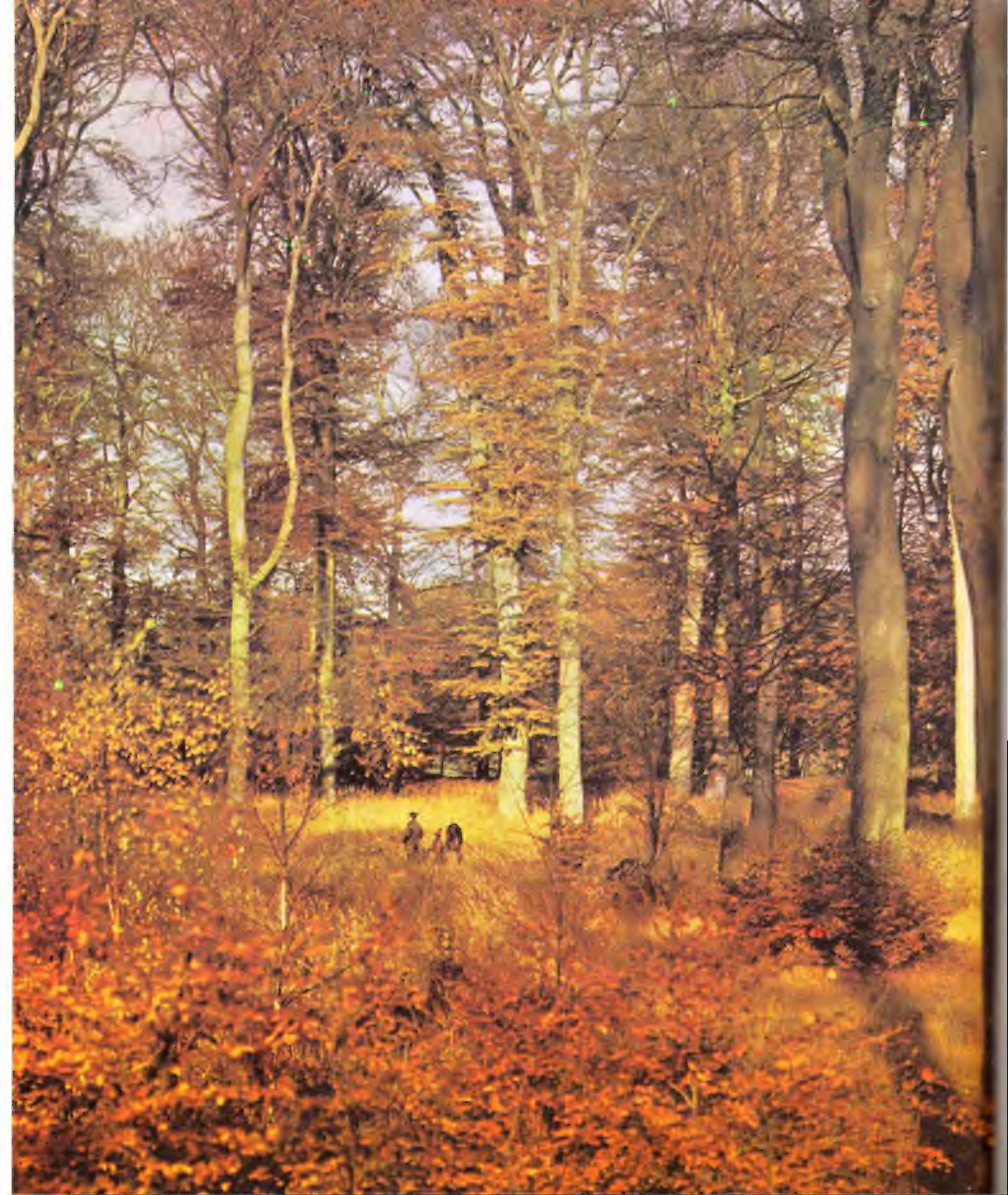
Флористический состав таких лесов со сложной и разнообразной ярусностью очень богат. Наряду с уже названными деревьями здесь часто растут клен платановидный (*Acer platanoides*) и вишня птичья, или черешня (*Cerasus avium*). Кустарники, как правило, обильны и представлены лещиной (*Corylus avellana*), видами боярышника (*Crataegus*), дереном кроваво-красным (*Cornus sanguinea*), шиповниками (*Rosa*), а также кленом полевым, или некленом (*Acer campestre*). Ярус травянистых растений тоже флористически богат. Великолепный яркий ковер образуют здесь растения, цветущие ранней весной, в частности чистяк весенний (*Ficaria verna*) с желтыми цветками, медуница лекарственная (*Pulmonaria officinalis*) с розовыми и фиолетовыми цветками и бледный петров крест чешуйчатый (*Lathraea squamaria*), паразитирующий на корнях. На местообитаниях с влажными почвами встречаются ранневесенние растения пойменных лесов. Но в отличие от буковых лесов, после того как распускается листва деревьев, наземный ярус травянистых растений остается довольно густым. Затем его внешний вид опре-

деляют цветущие ландыш майский (*Convallaria majalis*), пестрый марьянник дубравный, или иван-дамарья (*Melampyrum nemorosum*), звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*) и подмаренник лесной (*Galium sylvaticum*), а также многие повсеместно распространенные травы лиственных лесов. На кислых почвах господствуют типичные индикаторы бедных местообитаний — ожика волосистая (*Luzula pilosa*) и марьянник луговой (*Melampyrum pratense*).

**Дубово-березовые леса.** На бедных основаниях, оподзоленных песчаных и маломощных каменистых почвах растут — преимущественно в Западной Европе — дубово-березовые леса. В Центральной Европе они встречаются главным образом на территориях, подвергшихся воздействию ледника. На востоке их распространение ограничивают продолжительные зимние холода, здесь определяющим ландшафт растением становится сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*).

Древесный ярус состоит из дубов — черешчатого и скального (*Quercus robur* и *Q. petraea*), березы поникшей (*Betula pendula*), осины (*Populus tremula*), а на востоке — из сосны обыкновенной. Обычно редкий ярус кустарников образован крушиной (*Fran-*







*gula alnus*), многими видами рода *Rubus*, а на западе — падубом остролистным (*Ilex aquifolium*) и жимолостью выющейся (*Lonicera periclymenum*). В припочвенном ярусе большую роль играют прежде всего вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*) и виды дрока (*Genista*) и жарновца (*Sarothamnus*). Местами огромные заросли образует орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*). Кроме того, для дубово-березовых лесов характерны приатлантические растения — зверобой красивый (*Hypericum pulchrum*) и дубровник чесночный (*Teucrium scorodonia*). На влажных местах можно обнаружить редко встречающийся статный чистоуст величавый (*Osmunda regalis*).

Восточнее Эльбы в лесах с переменным увлажнением в ярусе трав можно видеть растения, характерные для районов с континентальным климатом, которые цветут в основном в конце лета. Таковы, например, очень красивое зонтичное растение гладыш прусский (*Laserpitium prutenicum*) и серпуха красильная (*Serratula tinctoria*) с фиолетовыми цветками.

В зависимости от того, какой из встречающихся здесь видов дуба господствует, различают два типа леса. Дубово-березовые леса с дубом скальным распространены на бедных питательными веществами, хорошо дренированных почвах старых донных (основных) морен, а в горных районах — и на малопродуктивных, богатых кварцем субстратах. Дубово-березовые леса с дубом черешчатым встречаются как на почвах, не имеющих связи с грунтовыми водами, так и на сырых, увлажняемых грунтовыми водами почвах. В таких влажных лесах большую роль играет молиния синяя (*Molinia coerulea*). В настоящее время многие местообитания, которые прежде были заняты дубово-березовыми лесами, покрыты сосняками.

**Теплолюбивые дубовые смешанные леса.** В Центральной Европе теплолюбивые дубовые смешанные леса встречаются только в виде отдельных островков в сухих, наиболее теплых летом областях: в верхнем и среднем течении Рейна, на Мозеле, Неккаре, Майне и Дунае, в Тюрингии, во всей Саксонской Швейцарии и Богемских горах, в Моравии, на нижнем Одере и Висле. Обычно они растут на крутых склонах речных долин, будучи реликтовыми

растительными сообществами послеледникового теплого времени. В наши дни они в основном распространены прежде всего по северному краю Средиземноморской области и в горах, в районах, пограничных между центральноевропейскими лиственными смешанными лесами и средиземноморскими лесами из каменного дуба, а кроме того, в Восточной Европе в переходной зоне между лиственным лесом и степью. Но здесь они уступили большие площади пашням. Зимние холода оба типа леса переносят по-разному. Если присредиземноморские низкие леса из дуба пушистого вместе с пограничными растительными сообществами встречаются только на территориях с мягкими зимами, то континентальные лесостепи с дубом встречаются и там, где зимы морозные. В Центральной Европе оба типа леса нередко вклиниваются один в другой.

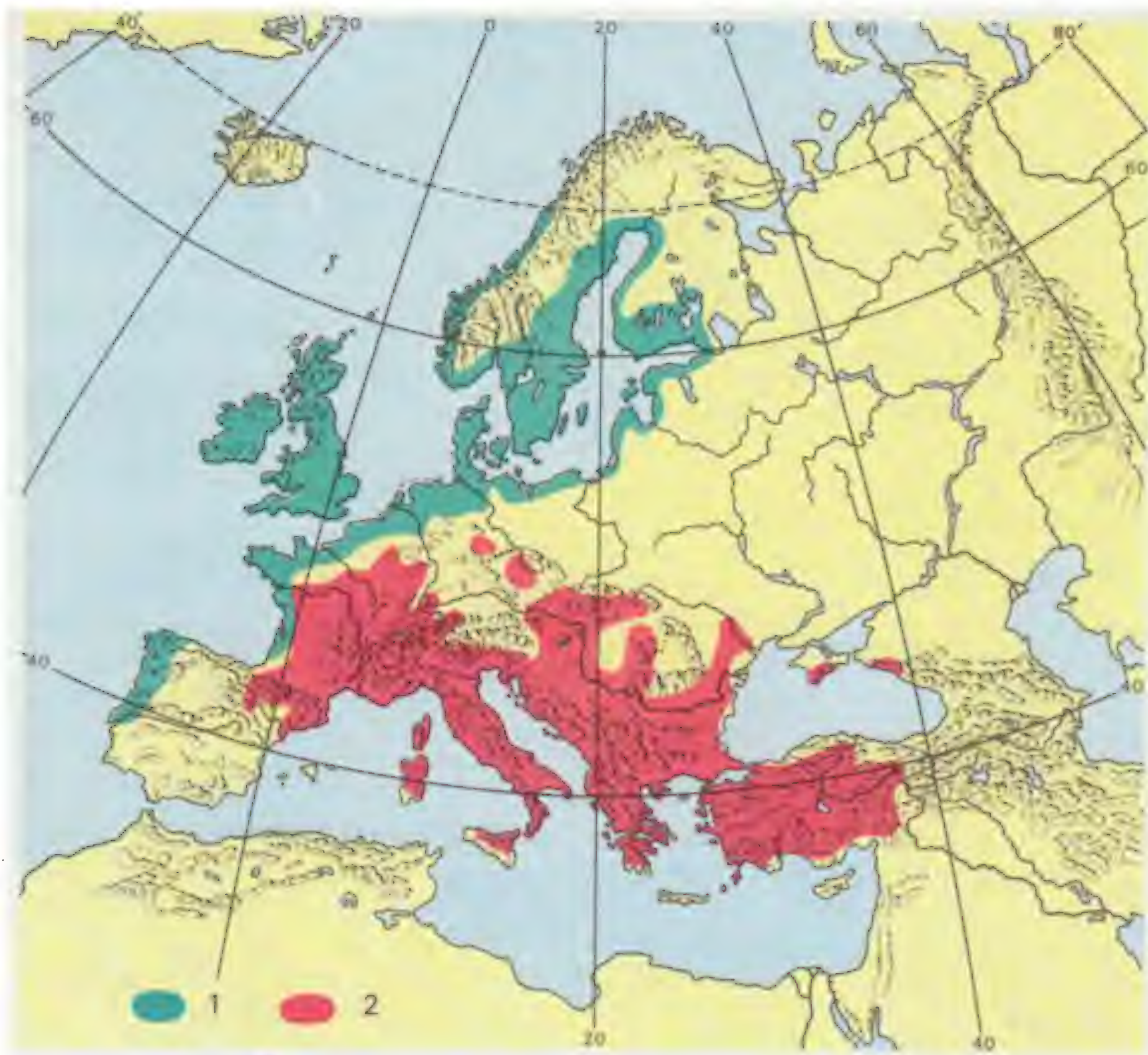
Летний недостаток влаги в целом накладывает отпечаток на облик теплолюбивых дубовых смешанных лесов. Из древесных растений для них характерны низкорослые, сильно разветвленные дубы (виды рода *Quercus*), а также дикая груша обыкновенная (*Pyrus communis*, = *P. pyraster*), граб обыкновенный (*Carpinus betulus*), вяз полевой (*Ulmus campestris*), дерен кроваво-красный (*Cornus sanguinea*), слива колючая, или терн (*Prunus spinosa*) и барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris*). В ярусе трав встречаются прежде всего южно- и восточноевропейские засухоустойчивые и теплолюбивые растения, например купена аптечная (*Polygonatum officinale*), стройная коротконожка перистая (*Brachypodium pinnatum*), статный горичник олений (*Peucedanum cervaria*), астрагал сладколистный (*Astragalus glycyphyllos*) и чина черная (*Lathyrus niger*); некоторые из них растут также на вторичных умеренно сухих лугах. Из-за недостатка влаги многие многолетние высокие травы развивают глубоко проникающие стержневые корневые системы.

Присредиземноморские леса из дуба пушистого встречаются преимущественно на юге и юго-западе этой зоны. В состав их древесных пород входят южноевропейские виды: дуб пушистый (*Quercus pubescens*), клен монпельский (*Acer monspessulanum*), калина гордовина (*Viburnum lantana*), ирга круглолистная (*Amelanchier rotundifolia*, = *A. ovalis*), бирючина обыкновенная (*Ligustrum vulgare*) и рябина глоговина (*Sorbus torminalis*). Богатый ярус трав включает в себя, в частности, великолепно цветущие растения, такие, как воробейник фиолетовый (*Lithospermum purpureo-coeruleum*), крупноцветковое, похожее на яснотку кадило мелиссолистное (*Melittis melissophyllum*) и зимнезеленый морозник пахучий (*Helleborus foetidus*). На опушках еще сохранившихся участков лесов, основные площади кото-

Редкостойный буковый лес с кустарниками.

Типичен для областей Центральной Европы, характеризующихся морским климатом.





Распространение восковницы обыкновенной (*Myrica gale*, = *Gale palustris*) (1) и дуба пушистого (*Quercus pubescens*) (2)

рых отданы под виноградники, развиваются пестрые растительные сообщества с очень красивым, приятно пахнущим ясенцом белым (*Dictamnus albus*) и геранью кровавокрасной (*Geranium sanguineum*). На крайнем юго-востоке Центральной Европы еще можно встретить такие редкие средиземноморские орхидеи, как лимодорум недоразвитый (*Limodorum abortivum*) с фиолетовыми цветками.

Континентальные смешанные дубовые леса в Центральной Европе встречаются отдельными участками; чем дальше на запад, тем больше упомянутых выше растений входит в состав их травянистого яруса. Видов деревянистых растений в типичных континентальных смешанных дубовых лесах сравнительно немного. Дубу и сосне здесь сопутствуют главным образом кустарники — вишня кустарниковая (*Cerasus fruticosa*, = *Prunus fruticosa*), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa*) и спирея средняя (*Spiraea media*), а также не растущие в Центральной Европе клен татарский (*Acer tataricum*) и кизильник черноплодный (*Cotoneaster melanocarpa*). Для яруса

трав характерны ветреница лесная (*Anemone sylvestris*), лапчатка белая (*Potentilla alba*) и медуница узколистная (*Pulmonaria angustifolia*).

**Пойменные леса.** Периодически заливаемые глинистые аллювиальные почвы крупных речных пойм во всей области заняты пойменными лесами. Такие местообитания исключительно богаты питательными веществами. Появление большинства пойм связано с расселением людей, так как мощный пойменный глинистый покров часто образовывался лишь в результате смыва почв после сведения лесов на водоразделах (выжигание леса).

Ненарушенные пойменные леса обнаруживают типичное расчленение на растительные сообщества, что обусловлено их удаленностью от русла реки. Вблизи берегов молодые аллювиальные почвы заняты зарослями «мягких» древесных растений, очень устойчивых против полых вод и плывущих льдин. Это главным образом заросли ив (виды *Salix*). На более богатых мелкими частицами, но еще содержащих много крупного песка и гравия аллювиальных почвах можно встретить ивово-тополевые пойменные леса с тополем черным, или осокорем (*Populus*



*nigra*), и ивой ломкой, или ракитой (*Salix fragilis*). Ярус высокорослых трав помимо разных болотных растений состоит из крапивы двудомной (*Urtica dioica*), обычно растущей на богатых азотистыми веществами почвах, и лиан, в частности хмеля обыкновенного (*Humulus lupulus*) и повоя заборного (*Calystegia sepium*).

На выше расположенных аллювиальных почвах «мягкие» породы сменяются породами с более твердой древесиной — вязом полевым и гладким (*Ulmus campestris* и *U. laevis*), дубом обыкновенным (*Quercus robur*) и ясенем обыкновенным (*Fraxinus excelsior*). Эти лишь иногда затопляемые почвы содержат много питательных веществ и очень продуктивны. Пышно развивающийся ярус кустарников состоит из растений, свойственных дубово-грабовым лесам, растущим в местах, где грунтовые воды залегают близко, и «мягкодревесинным» пойменным зарослям. Здесь развиваются калина обыкновенная (*Viburnum opulus*), черемуха (*Prunus padus*), а на Рейне и Дунае — виноград лесной (*Vitis silvestris*). Весной, до распускания листвы на деревьях, цветущие травы образуют великолепный красочный ковер. Аронник пятнистый (*Arium maculatum*), сильно пахнущий лук медвежий, или черемша (*Allium ursinum*), хохлатка полая (*Corydalis cava*), белоцветник весенний (*Leucojum vernum*) медуница лекарственная (*Polmonaria officinalis*) и ветреница дубравная (*Anemone nemorosa*) — таков далеко не полный перечень трав, образующих ковер из цветов, который, однако, недолговечен. Затем развиваются высокорослые травянистые растения; таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*), недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere*) и дудник лесной (*Angelica sylvestris*). Примечательно присутствие здесь некоторых видов, свойственных районам с континентальным климатом, которые в основном распространены в Центральной Европе как «растения речных долин». К ним мы отнесем растущие по берегам стройную веронику длиннолистную (*Veronica longifolia*), и волдырник ягодный (*Cucubalus baccifer*), и встречающиеся на влажных пойменных лугах зонтичные горичник лекарственный (*Peucedanum officinale*) и жгун-корень сомнительный (*Cnidium dubium*), а также таволгу обыкновенную (*Filipendula vulgaris*).

**Ольхово-ясеневые леса.** Расположенные по берегам рек и ручьев дубово-вязовые пойменные леса в горных местностях сменяются ольхово-ясеневыми. В горах, сложенных кварцевыми горными породами, мы видим главным образом прибрежные леса из ольхи клейкой, для которых характерны горные растения (если леса расположены высоко), например бутень шерстистый (*Chaerophyllum hirsutum*) и аконит, или борец, пестрый (*Aconitum variegatum*). Если



Ярус травянистых растений пойменного леса особенно привлекателен ранней весной, когда листья на деревьях еще не распустились.

Ветреница дубравная (*Anemone nemorosa*) часто покрывает большие пространства, как видно на снимке.

же леса расположены низко, встречаются растения аллювиальных почв — звездчатка дубравная (*Stellaria nemorum*) и страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*).

Богатые основаниями щебнистые пойменные почвы известковых гор покрыты лесами из ольхи серой (*Alnus incana*). Этому растению обычно сопутствуют ель и ясень. В таких растительных сообществах встречаются многие высокогорные растения, например аконит синий (*Aconitum napellus*), ива чернеющая (*Salix nigricans*) и цветущий белыми цветками лютик платанолистный (*Ranunculus platanifolius*). Пойменному лесу из ольхи серой, как правило, предшествуют заросли ивы *Salix eleagnos*, белокопытника гибридного и белого (*Petasites hybridus* и *P. albus*) и чертополоха замаскированного (*Carduus personata*). Последний встречается также в прибрежных дубово-ясеневых лесах, растущих на кварцевых горных породах.

По берегам ручьев и местам выхода ключей в горах, на сырых, богатых питательными веществами глеевых почвах развиваются ясеневые леса. Из трав для них характерны осока расставленная (*Carex remota*) и такие нежные растения, как селезеночник



(*Chrysosplenium*) и звездчатка топяная (*Stellaria al-sine*).

**Ольховые и березовые леса на болотах.** Ольховые леса на болотах представляют собой относительно единообразные растительные сообщества низменностей Европы. Они растут на крайне сырых, бедных основаниями и небогатых питательными веществами почвах, там, где грунтовые воды залегают неглубоко, а часто в течение продолжительного времени даже затопляют поверхность почвы. Ольховые леса обычно оказываются последним звеном смены растительных сообществ, происходящей в процессе зарастания богатого питательными веществами водоема. Ярус деревьев состоит почти исключительно из ольхи клейкой (*Alnus glutinosa*); под ним в ярусах низких деревьев и кустарников господствуют крушина ломкая (*Frangula alnus*), черная смородина (*Ribes nigrum*), а часто и береза пушистая (*Betula pubescens*). Изредка встречаются ивы — ушастая (*Salix aurita*) и пепельная (*S. cinerea*). Ярус трав образован только влаголюбивыми растениями; для него характерны лиана паслен сладко-горький (*Solanum dulcamara*), имеющий нежные листья щитовник болотный (*Dryopteris thelypteris*, = *Thelypteris palustris*) и вейник сероватый (*Calamagrostis canescens*).

В сырых лесах значительную роль играют растения, способствующие зарастанию водоемов, и крупные осоки, такие, как осока заостренная (*Carex acutiformis*), касатик аировидный, или водный (*Iris pseudacorus*), и горичник болотный (*Peucedanum palustre*). В северо-восточных районах встречаются также фиалки — лысая и топяная (*Viola epipsila* и *V. uliginosa*).

Очень характерна одна из ранних стадий возникновения леса на зарастающих водоемах — так называемый кочковатый ольховый лес. Кочки, образованные осокой высокой (*Carex elata*) в зоне зарастания водоема со стоячей водой, оказываются первыми участками суши, на которых впоследствии могут развиваться древесные породы. Поэтому на ранних стадиях развития таких лесов все ольхи растут на относительно высоких, выступающих из воды буграх. А в заполненных водой пространствах между кочками поселяются прежде всего водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae*) и турча болотная (*Hottonia palustris*) — плавающие растения, а также белокрыльник болотный (*Calla palustris*).

Почти непроходимые сплавины, поросшие ольхой, образованы плотно переплетающимися корнями и корневищами сплавинных растений, развивающихся на поверхности относительно богатых питательными веществами водоемов со стоячей водой. Сплавина — это как бы лежащий на поверхности воды легко прогибающийся ковер; все составляющие

его растения получают питательные вещества непосредственно из воды.

На бедных питательными веществами местообитаниях развиваются не ольховые, а березовые болотистые леса. Здесь в напочвенном ярусе в первую очередь можно встретить растения, способствующие зарастанию переходных болот: сфагновый мох (*Sphagnum recurvum*), пушицы — влагищная и многоколосковая, или узколистная (*Eriophorum vaginatum* и *E. polystachyon*, = *E. angustifolium*) и голубика (*Vaccinium uliginosum*), а на востоке Центральной Европы — багульник болотный (*Ledum palustre*). Последний растет также в области распространения сосновых лесов.

### Растительные сообщества, замещающие летнезеленые лиственные леса

Большая часть растительного покрова Центральной Европы представлена сообществами растений, замещающими коренные фитоценозы. Эта смена произошла в результате многовекового воздействия человека на природу, о чем мы уже говорили выше (см. стр. 199). Почти все безлесные, покрытые травами

Сухие и умеренно сухие луга в теплых летних местностях Центральной Европы (как на снимке) образовались в результате выпаса скота в течение столетий.







#### Растения сухих и умеренно сухих лугов

пространства (не считая альпийских лугов, болот, скал и непосредственно прилегающих к морским побережьям участков) представляют собой именно такие замещающие сообщества. Они сохранились лишь благодаря тому, что продолжает существовать и та форма хозяйственной деятельности человека, которая обусловила их появление.

**Сухие и умеренно сухие луга.** Скотоводство (в частности, овцеводство), которым человек занимался на протяжении столетий, обусловило возникновение сухих и умеренно сухих лугов, ныне распространенных главным образом в области смешанных дубовых и дубово-грабовых лесов.

Присредиземноморские сухие и умеренно сухие луга — теплолюбивые, чувствительные к морозам и флористически очень богатые растительные сообщества, развивающиеся в основном на местообитаниях с почвами небольшой мощности. На таких лугах господствуют южноевропейские растения: костер прямой (*Bromus erectus*), цветущий синими цветками

шалфей луговой (*Salvia pratensis*), типичные растения-паразиты из рода заразиха (*Orobanche*), прострел обыкновенный (*Pulsatilla vulgaris*), шаровница точечная (*Globularia punctata*), а на ранних стадиях развития лугов — изящный перловник реснитчатый (*Melica ciliata*) и представители семейства губоцветных: дубровник пурпуровый (*Teucrium chamaedrys*) и дубровник горный (*T. montanum*). Растущие на неглубоких известковых почвах солнцезвезды (*Helianthemum*) напоминают о южноевропейских растительных сообществах.

Среди растений типичных костровых (с видами костра — *Bromus*) умеренно сухих лугов встречаются многие присредиземноморские орхидные; здесь проходит северная граница их распространения, и поэтому в холодные зимы они нередко вымерзают. Таковы офрис (*Ophrys*), цветки которых напоминают насекомых, великолепный ремнелепестник козлий (*Himantoglossum hircinum*) и ятрышники — пурпурный, шлемоносный и трехзубчатый (*Orchis purpurea*, *O. militaris* и *O. tridentata*). Только на юго-западе встречается ятрышник обезьяний (*O. simia*).

Континентальные сухие, или остепненные, луга своими крайними форпостами доходят до Централь-





Для прибрежных районов Западной Европы характерны кустарничковые пустоши вдоль морских берегов; здесь доминирует вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*).

ной Европы. Эти теплолюбивые растительные сообщества, переносящие засухи и зимние холода, развиваются на мощных черноземах и мергелистых, а в виде отдельных сухих лужаек — на маломощных каменистых и песчаных почвах.

Для этих сообществ характерны очень красивые ковыли (*Stipa joannis*, *S. stenophylla* и др.), цветущая желтыми цветками лапчатка песчаная (*Potentilla arenaria*), солонечник льновидный (*Galatella lino-syris*, = *Aster lino-syris*), коровяк фиолетовый (*Verbascum phoeniceum*). Синеголовник равнинный (*Eryngium campestre*) — своеобразный представитель семейства зонтичных — называют также «перекати-поле»: осенью высохшее растение, гонимое ветром, перекачивается и при этом рассеивает свои плоды (см. также стр. 36). Весной же сухие луга украшены цветущими адонисом весенним (*Adonis vernalis*) и прострелом луговым (*Pulsatilla pratensis*).

На не слишком сухих почвах, и прежде всего в области дубово-грабовых лесов, встречаются субконтинентальные полусухие луговины. На них растут и настоящие степные растения, в том числе жабрицы (например, *Seseli annuum*) и астрагалы (*Astragalus*).

Для многих растений сухих луговин характерны очень глубоко идущие стержневые корневые системы. Так, корни астрагала бесстрелкового (*A. exscapus*) и невзрачной жабрицы конской (*S. hippomar-*

*thrum*) достигают полуметровой длины. Другие растения, например прострелы, избегают засушливого летнего периода, проходя фазу роста и цветения весной. Некоторые растения, в частности касатик безлистный (*Iris aphylla*), переносят неблагоприятное время года, развивая корневища, запасющие питательные вещества. Все однолетние растения заканчивают свое развитие к началу лета, а в течение засушливого периода сохраняются их семена. Таковы виды ярутки (*Thlaspi*) и изящный костенец зонтичный (*Holosteum umbellatum*).

**Луга и пастбища.** Если пастбища в Центральной Европе появились давно, так как выпас крупного рогатого скота — одна из древнейших форм ведения сельского хозяйства, то луга возникли позже, вместе с появлением сенокосов; скашивание создало для всех растений одинаковые «стартовые условия». К такой форме ведения хозяйства смогла приспособиться совершенно определенная группа растений, и в результате со временем возникло сочетание видов, которого прежде не было в составе естественного растительного покрова Центральной Европы.

Наиболее сырые луга находятся на мелководьях у берегов водоемов с непроточной водой; здесь естественные лугопастбищные угодья представлены лишь зарослями тростника и осок. На местообитаниях, занятых заболоченными лесами, и на хозяйственно освоенных плоских болотах при экстенсивном их использовании возникают мелкоосоковые растительные сообщества с осоками черной и просяной (*Carex nigra* и *C. panicea*) и другими видами этого рода, с ситниками (*Juncus*) и полевицей собачьей (*Agrostis canina*). На месте дубово-березовых лесов при экстенсивном их использовании появляются дающие грубое сено сенокосные луга с мятликом (*Poa*) и горечавкой легочной (*Gentiana pneumonanthe*), а также — и прежде всего в восточных районах — с восточноевропейско-западносибирскими видами, такими, как касатик сибирский (*Iris sibirica*), гладыш прусский (*Laserpitium prutenicum*) и морковник луговой (*Silauus pratensis*, = *Silaum silaus*). Пригодный для кормления скота бодяк огородный (*Cirsium oleraceum*) господствует среди луговых растений главным образом в низинах. На сырых местообитаниях часто встречается представитель орхидных *Dactylorhiza majalis*.

Замещающие растительные сообщества речных пойм представлены райграсовыми лугами. Для них характерны типичные высокие луговые злаки: лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*), тимopheевка луговая (*Phleum pratense*) и райграс высокий (*Arrhe-*





Герань луговая  
*Geranium pratense*



Поллопестник  
зеленый  
*Coeloglossum viride*



Истод  
обыкновенный  
*Polygala vulgaris*



Райграс высокий  
*Arrhenatherum  
elatius*



Тимофеевка  
луговая  
*Phleum pratense*



Горец  
змейный  
*Polygonum  
bistorta*



Ку-  
паль-  
ница  
евро-  
пейс-  
кая  
*Trol-  
lius  
euro-  
paeus*



Козлобородник  
луговой  
*Tragopogon  
pratensis*



Кольник  
округлый  
*Phyteuma  
orbiculare*



*Dactylorhiza majalis*

Медвежий  
корень  
*Meum  
athamanticum*



Арника  
горная  
*Arnica  
montana*



Безвременник  
осенний  
*Colchicum  
autumnale*



Бодяк  
девяс-  
ловидный  
*Cirsium helenioides*





Горные луга — одно из красивейших и флористически наиболее богатых растительных сообществ среднего пояса гор.

Сейчас такие луга все более замещаются лугопастбищными угодьями, обладающими большей продуктивностью.

*natherum elatius*). Летом здесь цветут герань луговая (*Geranium pratense*), имеющая синие цветки, и сложноцветные с желтыми цветками — козлобородник луговой (*Tragopogon pratensis*) и скерда двулетняя (*Crepis biennis*). Ближе к осени во многих местах появляются цветки безвременника осеннего (*Colchicum autumnale*).

Характерные луговые растительные сообщества горных областей — луга с трищетинником (*Trisetum*) и медвежьим корнем (*Meum*) — летом, во время цветения обнаруживают исключительное многообразие красок. Из типичных растений горных лугов назовем, к примеру, тмин обыкновенный (*Carum carvi*), дрему красную (*Melandrium rubrum*), ярутку приальпийскую (*Thlaspi alpestre*), василек ложнофригийский (*Centaurea pseudophrygia*), цветущий синими цветками кольник округлый (*Phyteuma orbiculare*), ароматный медвежий корень (*Meum athamanticum*) и бодяк девясилевидный (*Cirsium helenioides*). Горец змеиный, или раковые шейки (*Polygonum bistorta*), и купальница европейская (*Trollius europaeus*) растут на сырых местообитаниях.

В области еловых лесов верхнего пояса Среднегерманских гор замещающие растительные сооб-

щества представлены прежде всего белоусниками (сообществами с преобладанием злака белоуса — *Nardus stricta*), в которых, кроме растений малопродуктивных лугов, встречаются также виды высокогорных местообитаний: низкорослый леукорхис беловатый (*Leucorchis albida*, = *Pseudorchis albida*) и плаун альпийский (*Lycopodium alpinum*, = *Diphasium alpinum*).

С годами все меньше остается малопродуктивных лугов — широко распространенных прежде растительных сообществ, образовавшихся в результате разведения коз и овец. Остатки таких лугов можно найти по обочинам дорог и на каменистых пастбищах. Здесь главным образом развиваются нетребовательные растения, такие, как истод обыкновенный (*Polygala vulgaris*), кошачья лапка двудомная (*Antennaria dioica*) и своеобразные гроздовники (виды *Botrychium*). Встречаются также низкорослые горечавки, например горечавка полевая (*Gentiana campestris*), орхидные ползопестник зеленый (*Coeloglossum viride*) и ятрышники — дремлик и обожженный (*Orchis morio* и *O. ustulata*), разные виды очанки (*Euphrasia*), а в горах — арника горная (*Arnica montana*), которая на равнинах почти полностью исчезла. Зато способным к конкуренции оказался колючник бесстебельный (*Carlina acaulis*), у которого хорошо развита корневая система.

На флористически бедных пастбищах могут развиваться только растения, устойчивые к вытаптыванию и способные к регенерации, а также к произрастанию при избытке азотистых веществ в почве. К таким растениям относятся плевел многолетний, или пастбищный райграс (*Lolium perenne*), и клевер ползучий (*Trifolium repens*). Пастбищное скотоводство распространено в первую очередь на низменностях, поскольку влияние моря на климат смягчает летнюю сухость и позволяет использовать пастбища продолжительное время. В настоящее время во многих странах по мере индустриализации сельского хозяйства, при которой предпочтение отдается травосеянию, возникают совершенно новые искусственные биоценозы.

## Кустарничковые пустоши

В богатой осадками Западной Европе (см. климатодиаграмму Корка на стр. 200) на выщелоченных подзолистых почвах господствуют кустарничковые пустоши, на которых совершенно нет деревьев; в Ирландии и Шотландии они даже определяют тип ландшафта. Здесь безраздельно господствует вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*), который стал шотландским «национальным цветком». С ним вместе часто растут шикша черная, или вороника (*Empetrum*



*nigrum*), ерика пепельная (*Erica cinerea*), черника и брусника (*Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*), а также колючий дрок европейский, или английский дрок (*Ulex europaeus*). Такие же пустоши встречаются по всему побережью от Испании до Норвегии, даже на берегах Балтийского моря имеются естественные пустоши. В Среднегерманских горах кустарничковые пустоши можно встретить главным образом в поясе еловых лесов вокруг верховых болот.

Однако кустарничковые пустоши представляют собой стадии деградации дубово-березовых лесов, уничтоженных еще в доисторические времена. Продолжавшаяся столетиями эксплуатация пустошей (в частности, получение подстилки для стойлового содержания скота), выжигание и овцеводство препятствовали восстановлению лесов. Использование пустошей в качестве пастбищ способствовало распространению кустарничков и можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis*). Образцом подобного ландшафта, возникшего под влиянием деятельности человека, служит Люнебургская пустошь в ФРГ; в Ирландии и Шотландии на больших площадях пустоши образовались в результате аналогичных хозяйственных мероприятий.

В местах, занятых пустошами, уровень грунтовых вод обычно высок, поэтому в низинах легко происходит заболачивание или образуются влажные пустоши. Там можно встретить восковницу обыкновенную (*Myrica gale*) и прежде всего ерику крестовидную (*Erica tetralix*), горечавку легочную (*Gentiana pneumonanthe*), жесткостебельный пухonos дернистый (*Trichophorum caespitosum*), нартеций костоломный (*Narthecium ossifragum*) и нежный очеретник (*Rhynchospora*). На затопляемых торфянистых почвах очень распространена росянка промежуточная (*Drosera intermedia*).

## Болота зоны летнезеленых лиственных лесов

В зоне летнезеленых лиственных лесов болота представляют собой естественные или близкие к естественным типы растительных сообществ. Их возникновение и сохранность связаны с наличием застойных вод или вод, сток которых затруднен. По происхождению и обеспеченности питательными веществами различают много типов болот (см. стр. 245). Плоские, низинные и переходные болота получают влагу грунтовых вод и вод поверхностного стока, а верховые — только влагу осадков.



Ерика  
пепельная  
*Erica cinerea*

Пухonos  
дернистый  
*Trichophorum  
caespitosum*

Ерика  
кресто-  
листная  
*Erica  
tetralix*

Росянка  
промежуточная  
*Drosera intermedia*

Восковница  
обыкновенная  
*Myrica gale*

Нартеций  
костоломный  
*Narthecium  
ossifragum*

Горечавка  
легочная  
*Gentiana pneumonanthe*



**Плоские болота.** Эти болота возникают при зарастании богатых питательными веществами водоемов (озер, прудов, стариц) главным образом в равнинных и холмистых областях. Их растительный покров образован преимущественно высокорослыми осоками, главным образом осокой высокой (*Carex elata*), метельчатой (*C. paniculata*) и стройной (*C. gracilis*). Многие плоские болота давно осушены, и на их месте появились богатые питательными веществами влажные луга с бодяком огородным.

**Низинные болота.** В долинах рек восточной части Центральной Европы, там, где распространены богатые известью донные (основные) морены, и в предгорьях Альп встречаются в виде остатков некогда существовавших болотных растительных сообществ бедные питательными веществами, но богатые известью низинные болота. На особенно богатых известью местообитаниях после вымывания веществ из верхних слоев почвы могут образовываться настоящие карбонатные низинные болота. На них преобладают мелкие осоки и гипновые (бурые) мхи. Из характерных видов цветковых растений назовем прежде всего жирянку обыкновенную (*Pinguicula vulgaris*), осоки — желтую и Дэвелла (*Carex flava* и *C. davalliana*), пушицу широколистную (*Eriophorum*

Верховое болото в поясе еловых лесов Рудных гор, на котором растет сосна горная (*Pinus mugo*, = *P. montana*), образующая густые кривоствольные заросли.



*latifolium*), дремлик болотный (*Epipactis palustris*) и ситник почти узловатый (*Juncus subnodulosus*). Более редкие субарктические и альпийские виды, такие, как первоцвет мучнистый с розовыми цветками (*Primula farinosa*) (см. рисунок на стр. 19), схенус ржавый (*Schoenus ferrugineus*), тофилдия чашецветная (*Tofieldia calyculata*) и высокорослая синюха голубая (*Polemonium coeruleum*), тоже растут здесь, но в основном встречаются в предгорьях Альп и в Мекленбурге (ГДР). Часто большую часть поверхности болота покрывают заросли ивы пяти-тычинковой (*Salix pentandra*) и березы приземистой (*Betula humilis*). Большинство низинных болот в результате планомерного освоения превращено в лугопастбищные угодья. В настоящее время сохранились лишь немногие из них, некоторые представляют собой очень ценные заповедники.

**Переходные болота.** При зарастании бедных питательными веществами и известью водоемов (см. стр. 223) возникают переходные болота. Развитие их обычно начинается с образования нарастающего от берегов на поверхность воды покрова из сфагновых, или торфяных, мхов (виды *Sphagnum*), который по мере накопления органического вещества заполняет всю низину. Такие болота имеются главным образом в местностях, рельеф которых сформировался под влиянием ледника. Наряду со сфагновыми мхами здесь растут пушица узколистная (*Eriophorum angustifolium*), осока вздутая (*Carex rostrata*, = *C. inflata*) и растения верховых болот. Восточнее Эльбы на относительно сухих болотах важную роль играет также сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), а в прилегающих к ним заболоченных лесах обычно очень распространен багульник болотный (*Ledum palustre*).

**Верховые болота.** Повсюду, где выпадают обильные осадки, а летнее испарение влаги невелико, могут развиваться верховые болота. Поэтому мы встречаем их прежде всего в районах, расположенных неподалеку от морских побережий, а также в поясе еловых лесов в горах. Своим возникновением они обязаны тому, что определенные виды сфагновых мхов (*Sphagnum*) при избыточном количестве осадков способны расти в высоту, теряя связь с грунтовыми водами. Нижние части этих мхов в анаэробных условиях превращаются в торф. Кроме того, сфагновые мхи обладают способностью изменять кислотность воды и поэтому берут верх в конкурентной борьбе с другими растениями. Заболачивание может быстро распространяться в разные стороны от исходного центра (например, от бессточной низины); так возникают краевая и центральная зоны болота. В центральных частях эти болота наиболее старые и глубокие. Периферические же участки верховых болот





#### Растения верховых, переходных и плоских болот

(так называемые лагги) еще подвержены влиянию вод поверхностного стока, которые застаиваются у краев торфяника.

Если на северо-западе Европы господствуют болота, покрывающие большие ровные пространства, то в Среднегерманских горах они расположены на склонах. У всех нарастающих верховых болот есть безлесные центральные части, которые расчленены на более сухие участки, небольшие кочки или бугры и на обводненные, но часто пересыхающие мочажины. На более старых верховых болотах в результате пересыхания торфяной массы появляются трещины, края которых обваливаются, и канавки; последние образуются в результате стока воды.

На атлантическом побережье Европы по периферии болот и на высохших болотах растут преимущественно березы (*Betula pubescens*, *B. pendula*); для равнинных верховых болот к востоку от Эльбы и Везера характерна сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*). В Среднегерманских же горах вокруг цент-

ральных участков болот растет развивающаяся в виде куста толстоствольная сосна горная (*Pinus mugo*), придающая характерный вид этим «болотам с криволесьем». Но в Гарце, Тюрингенском лесу и в Среднегерманских горах западной части Центральной Европы имеются верховые болота с елью.

Растительный покров краевых участков верховых болот, где застаивается влага поверхностного стока, схож с растительным покровом переходных болот; часто здесь господствует голубика (*Vaccinium uliginosum*). В мочажинах растет преимущественно сфагновый мох (*Sphagnum cuspidatum*); там же можно встретить осоку топяную (*Carex limosa*) и шейхцерию болотную (*Scheuchzeria palustris*), а на возвышающихся подушках сфагновых мхов — «насекомоядную» росянку круглолистную (*Drosera rotundifolia*). На поверхности центральной части верхового болота растут пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*) и кустарнички. Из них назовем клюкву четырехлепестную, или болотную (*Oxycoccus quadripetalus*, = *Vaccinium oxycoccus*), которая, словно филигранью, покрывает подушки сфагновых мхов. Присутствие вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris*), черники (*Vaccinium myrtillus*) и брусники (*V. vi-*



Касатик  
айровидный  
*Iris pseudacorus*

Телиптерис  
болотный  
*Thelypteris palustris*

Водные растения и растения зарастающих водоемов

*tis-idaea*) вместе с кустистым лишайником кладонией (*Cladonia*) в настоящее время свидетельствует о высыхании болота; основные торфообразующие мхи — *Sphagnum medium* и *Sph. fuscum* — развиваются уже не столь сильно. Современные климатические условия едва ли позволяют говорить о прогрессирующем развитии верховых болот в Центральной Европе. Однако спорово-пыльцевой анализ и анализ крупных растительных остатков, сохранившихся в торфе (об этом мы говорили, см. стр. 53), дают возможность очень точно выявить историю развития болот. Поэтому для изучения развития всей растительности в послеледниковое время верховые болота представляют особую ценность, и многие из них следовало бы объявить заповедными.

### Водоемы со стоячей водой и их зарастание в зоне летнезеленых лиственных лесов

В экологическом отношении каждый водоем со стоячей (непроточной) водой представляет собой сложно расчлененный биоценоз. И хотя растительные сообщества, прослеживающиеся в направлении от внутренней части водоема к прибрежной суше, хорошо разграничиваются, между ними все же существуют многообразные взаимоотношения. Протяженность территории, занятой тем или иным сообществом, во многом зависит от рельефа местности, обеспеченности питательными веществами, глубины водоема, а также от наличия прибрежного мелководья. На берегах водоемов со стоячей водой можно встретить разные растительные сообщества. Их расположение зависит от уровня грунтовых вод и его колебаний, от имеющихся питательных веществ и от силы прибоя. Вокруг некоторых растений накапливаются остатки их отмерших органов, что приводит к постепенному нарастанию таких прибрежных участков вверх. Это создает благоприятные возможности для поселения здесь растений других видов, которые способны хорошо развиваться, если уровень грунтовых вод расположен ниже. Постепенно эти растения расселяются все дальше в сторону водоема. Такая последовательная смена (или сукцессия) растительных сообществ приводит к зарастанию водоема, так как его глубина постепенно и постоянно уменьшается.

Зарастание олиготрофного (вверху), дистрофного (в середине) и эвтрофного (внизу) водоема с непроточной водой

Кувшинка белая  
*Nymphaea alba*

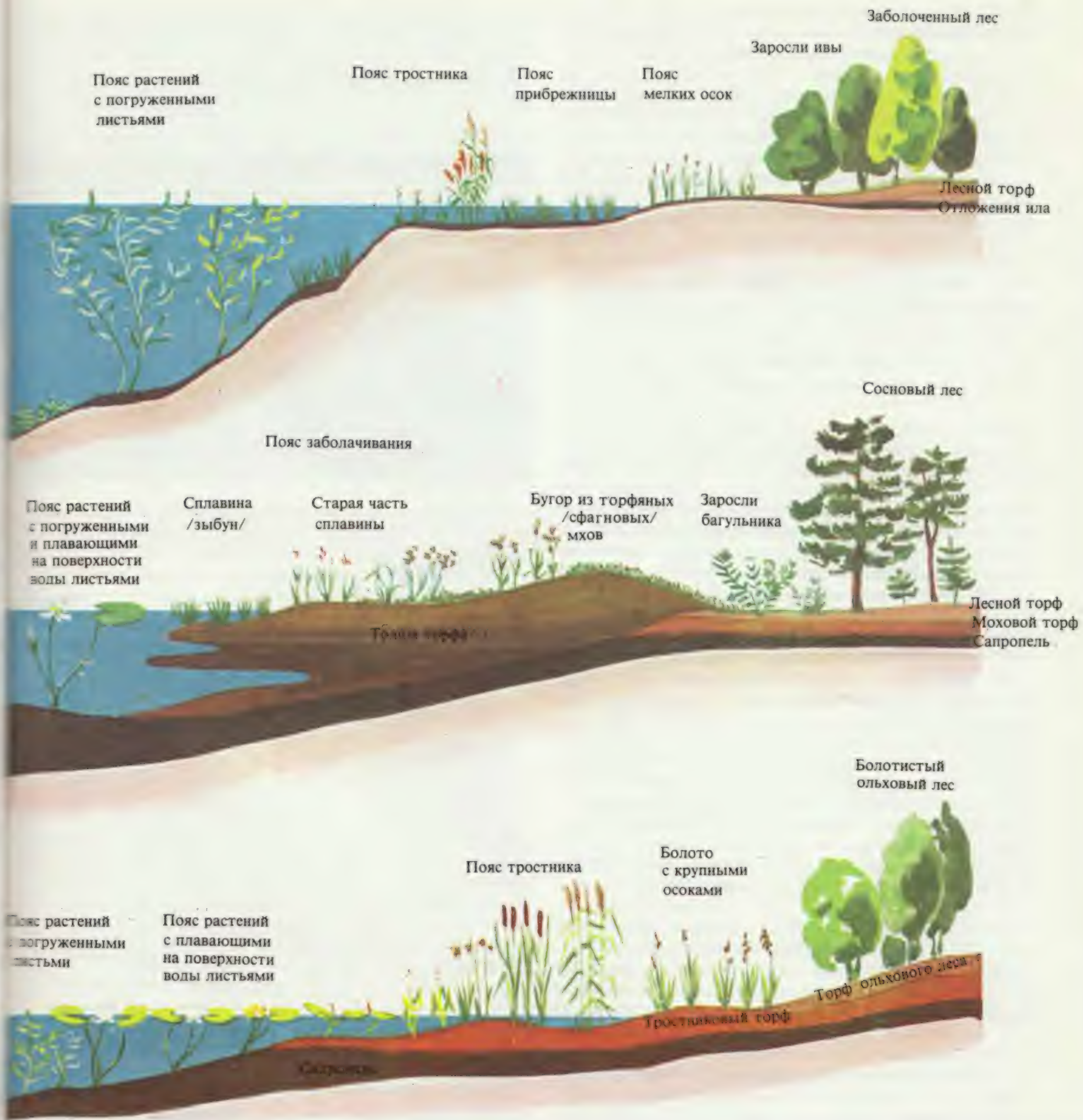
Схеноплектус  
озерный  
*Schoenoplectus  
lacustris*

Белокрыльник  
болотный  
*Calla palustris*

Рдест блестящий  
*Potamogeton lucens*

Лютик плавающий  
*Ranunculus fluitans*







В зависимости от содержания в воде извести и питательных веществ различают богатые (эвтрофные) и бедные питательными веществами (олиготрофные и дистрофные) водоемы с непроточной водой. Последовательность зарастания лучше всего выражена в естественных водоемах такого типа — озерах. В отличие от озер пруды представляют собой искусственно созданные скопления запруженных, хозяйственно используемых вод, которые время от времени спускают. Здесь стадии зарастания выражены неполно. Для прудов характерна богатая флора, развивающаяся после осушения на донном грунте и состоящая главным образом из однолетних растений. Они завершают свое развитие (вплоть до созревания семян) в течение короткого времени, до следующего заполнения водоема водой. К типичным «донным» прудовым растениям относятся, например, ситняг яйцевидный (*Eleocharis ovata*), сыть бурая (*Cyperus fuscus*) и мелкие повоинички (виды *Elatine*).

**Олиготрофные водоемы со стоячей водой.** В олиготрофных водоемах питательные вещества содержатся в относительно пропорциональных, но небольших количествах. Поэтому массовое развитие растительного планктона здесь затруднено; поэтому вода исключительно прозрачна и просматривается на большую глубину. Такие водоемы встречаются главным образом на равнинах, сложенных древними моренами, и в горах выше границы распространения деревьев, где низкие среднегодовые температуры препятствуют развитию живых существ. Хотя берега таких водоемов обычно широкие и пологие, недостаток питательных веществ препятствует обильному развитию растений, вызывающих зарастание водоема. Тут господствуют заросли прибрежницы одноцветковой (*Littorella uniflora*) с ситником луковичным (*Juncus bulbosus*), а на северо-западе встречается также очень красивая лобелия Дортманна (*Lobelia dortmanna*). На дне растут только харовые водоросли (*Chara*), изредка встречаются очень древние растения — шилицы, или полушники (*Isoetes lacustris*, *I. echinospora*), родственные сигилляриям, которые существовали в каменноугольном периоде.

**Дистрофные водоемы с непроточной водой.** Бедные питательными веществами водоемы дистрофного типа характеризуются очень малым содержанием соединений, необходимых для жизни растений, и в то же время большим количеством растворенных в воде гумусовых веществ, отчего вода имеет коричневую окраску. Такие водоемы всегда окружены местообитаниями, тоже бедными питательными веществами, чаще всего — болотами. В постоянно кислой воде мало планктона, а из-за отложений торфяного ила мало и кислорода. Недостаток питатель-



Большие озера с зарослями растений, имеющих плавающие по поверхности воды листья (на снимке кувшинка белая, *Nymphaea alba*), и с поясом тростника у берегов характерны для равнинных районов Центральной Европы.

ных веществ усугубляется наличием растворенных в воде соединений железа. Поскольку торфяной ил не подвергается биологическому разрушению, дно такого водоема постепенно повышается и со временем водоем исчезает.

Водную гладь дистрофного водоема украшают главным образом кувшинки чисто белые (*Nymphaea candida*), цветки которых эффектно контрастируют с темной водой. Ближе к берегам находится полоса труднопроходимого переходного болота (см. стр. 220). Здесь на ковре из сфагновых мхов можно встретить шейхцерию болотную (*Scheuchzeria palustris*), осоку топяную (*Carex limosa*) и очеретник белый (*Rhynchospora alba*). На более плотных участках покрова из сфагновых мхов часто растут виды, характерные для верховых болот: подбел дубровник (*Andromeda polifolia*) и пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*). Затем появляются отдельные березы или сосны, и постепенно формируется болото с березой или сосной. Здесь местами поселяется багульник болотный (*Ledum palustre*), листья которого приятно пахнут.

Мелкие дистрофные водоемы обычно почти полностью заболочены. К их краям примыкает едва проходима сплавина, на растительный покров кс-



торой оказывают влияние воды поверхностного стока. Здесь, в частности, встречаются цветущая белыми цветками вахта трехлистная, или трифоль (*Menyanthes trifoliata*), и сабельник болотный (*Comarum palustre*, = *Potentilla palustris*).

**Эвтрофные водоемы со стоячей водой.** В богатых питательными веществами (эвтрофных) водоемах содержится много необходимых растениям веществ, и прежде всего соединений азота и фосфора. Это благоприятно сказывается на развитии планктона, поэтому вода здесь желтовато- или коричневатозеленая, а прозрачность ее невелика. Эвтрофные водоемы, как правило, неглубокие, с широкими прибрежными мелководьями, где образуется зона зарослей тростника. К эвтрофным водоемам относится большинство расположенных на равнинах озер, а также пруды, в которых разводят рыбу. Первыми из высших растений свой вклад в заполнение водоема вносят погруженные в воду рдесты, например образующие заросли рдест блестящий (*Potamogeton lucens*) и рдест остролистный (*P. acutifolius*); на глубине 2,5—1,2 м обнаруживается следующая стадия зарастания — стадия урути и кубышки. Здесь летом на поверхности воды обильно цветут кувшинка белая (*Nymphaea alba*) и кубышка желтая (*Nuphar luteum*). Между ними, прежде всего в тихих заводях, встречаются свободно плавающие (не прикрепленные ко дну) растения: водокрас обыкновенный, или лягушечник (*Hydrocharis morsus-ranae*), горец земноводный (*Polygonum amphibium*), годящийся на корм свиньям телорез алоэвидный (*Stratiotes aloides*), ряски (виды *Lemna* и *Spirodela*), а также редко встречающиеся сальвиния плавающая (*Salvinia natans*) и водяной орех, или чилим (*Trapa natans*). Полностью погружены в воду роголистник темно-зеленый (*Ceratophyllum demersum*) и уруть мутовчатая (*Myriophyllum verticillatum*), и только летом над водой появляются их соцветия. Там, где глубина в среднем достигает примерно 1,2 м, образуются заросли тростника (*Phragmites communis*) с касатиком айровидным (*Iris pseudacorus*), рогозом (виды *Typha*) и схеноплектусом озерным (*Schoenoplectus lacustris*). Далее растут образующая крупные кочки осока высокая (*Carex elata*) или — на известковых илистых почвах — мечтрава обыкновенная (*Cladium mariscus*). Кочки этой осоки служат местообитаниями, благоприятными для всходов и роста деревьев, в частности ивы и ольхи. После этого наступает завершающая стадия зарастания водоема — образование болотистого ольшатника (см. стр. 214).

Когда зарастание водоема происходит быстро и на дне его имеются мощные отложения пресноводного ила (сапропеля), могут образовываться непроходимые сплавины (зыбуны). В таких случаях корни

и корневища растений тростникового пояса лишены возможности закрепиться на дне и, переплетаясь между собой, создают тонкий, находящийся у поверхности воды покров, быстро нарастающий в сторону открытой воды. В образовании такой сплавины участвуют в первую очередь белокрыльник болотный (*Calla palustris*) и телиптерис болотный (*Thelypteris palustris*). Из-за отрыва растений сплавины от грунта водоема снабжение их питательными веществами ухудшается и возникают сплавинные переходные болота, на которых среди других растений развиваются осоки — шершавоплодная и двутычинковая (*Carex lasiocarpa* и *C. diandra*), а также росянка английская (*Drosera anglica*). Иногда здесь встречаются растения, типичные для верховых болот.

### Водоемы с проточной водой в зоне летнезеленых лиственных лесов

Растения, укореняющиеся в водоемах с проточной водой — в ручьях и реках, — должны быть приспособлены к тому, чтобы выдерживать механическое воздействие водного потока, часто весьма значительное; даже при умеренной скорости течения здесь могут существовать лишь растения с узкими листьями, которые оказывают небольшое сопротивление воде. Однако проточная вода обеспечивает постоянное снабжение растений питательными веществами и кислородом.

Условия для существования живых организмов на всем протяжении реки — от ее истока до устья — весьма различны. В районах истоков рек температура обычно относительно невысокая, более или менее равномерная в течение года, что благоприятно сказывается на существовании бореальных и атлантических видов<sup>1</sup>. К числу характерных растений, развивающихся вблизи источников, относятся, в частности, монция ключевая (*Montia fontana*), мох *Philonotis fontana* и звездчатка топяная (*Stellaria alsine*). Часто обильно развиваются сердечник горький (*Cardamine amara*) и калужница болотная (*Caltha palustris*). В Среднегерманских горах по берегам водных потоков можно встретить многие горные растения: например, крупные многолетние травы образуют заросли, в состав которых входят бутень жестколосистый (*Chaerophyllum hirsutum*), крестовик приручейный (*Senecio rivularis*) и белокопытник белый (*Petasites albus*).

В ручьях, где скорость течения воды большая, высшие растения селятся только на песчаных почвах. Здесь обильно развиваются главным образом лютики

<sup>1</sup> Речь идет о реках Центральной Европы.



Айлант  
высочайший  
*Ailanthus  
altissima*

Магнолия звездчатая  
*Magnolia stellata*

Древесные растения восточноазиатских летнезеленых лиственных лесов

плавающий (*Ranunculus fluitans*), виды болотника, или водяной звездочки (*Callitriche*), и погруженные в воду рдесты, например рдест альпийский (*Potamogeton alpinus*). По берегам часто встречаются вероника поручейная (*Veronica beccabunga*) и жеруха лекарственная (*Nasturtium officinale*).

## Березовые леса Средней Сибири

Между тайгой и степью от Урала до Алтая протянулась узкая полоса редкостойных березовых лесков, которые особенно типично выражены между Ирбитом, Тюменью и Колыванью. Этот среднесибирский ландшафт очень образно описал в 1902 году Г. И. Танфильев:

«По какому бы направлению мы ни передвигались по стране, нам будет казаться, что мы приближаемся к сплошному березовому лесу, так как горизонт почти всюду закрыт тесами. Но стоит только подойти ближе к опушке „леса“, как он распадается на отдельные лески, или „колки“, куртинами разбросанные среди безлесных участков и только в перспективе сливающиеся в один сплошной лес»<sup>1</sup>.

Постоянное чередование березовых лесков, лугов и разбросанных там и сям плоских болот типично для северной «лесостепной области», охватывающей и расположенные южнее районы редкостойных дубовых лесов, растущих на черноземных почвах. Хотя здешний климат, характеризующийся холодными зимами, следует считать континентальным, все же короткий и теплый вегетационный период позволяет развиваться листопадным лесам. Осадков в этой области в течение года в среднем выпадает 400 мм, средние температуры января составляют около  $-20^{\circ}\text{C}$ , а июля — около  $+20^{\circ}\text{C}$ . Осадков достаточно, чтобы в течение вегетационного периода обеспечить влагой развивающиеся лиственные леса. Из-за того что теплое время года здесь непродолжительно, влаги испаряется меньше, чем выпадает в виде осадков, поэтому почвы, как и в бореальной зоне, склонны к оподзоливанию.

Редкостойные лески (колки) образованы почти исключительно березой. При этом береза поникшая (*Betula pendula*) занимает более сухие, а береза пушистая (*B. pubescens*) — более влажные места.

<sup>1</sup> Танфильев Г. И. Бараба и Кулундинская степь в пределах Алтайского округа. — Спб.: 1902, с. 146.

Клен  
дланевидный  
*Acer  
palmatum*

Лимонник  
китайский  
*Schizandra  
chinensis*

Клен  
при-  
речный  
*Acer  
ginnala*

Актинидия  
коломикта  
*Actinidia  
kolomicta*

Акантопанакс  
сидячецветковый  
*Acanthopanax  
sessiliflorum*



К березе постоянно примешивается тополь дрожащий, или осина (*Populus tremula*). В подлеске развиваются ивы (виды *Salix*). На сухих, возвышенных участках этой слабо пересеченной местности растет сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*).

Многие растения нижнего яруса среднесибирских березовых лесов встречаются и в Центральной Европе. Так, девясил иволистный (*Inula salicina*) и любка двулистная (*Platanthera bifolia*) растут как в области дубово-березовых европейских лесов, так и на молиниевых лугах, а смолёвка поникшая (*Silene nutans*), купена аптечная (*Polygonatum officinale*, = *P. odoratum*), волчье лыко (*Daphne mezereum*) и первоцвет высокий (*Primula elatior*) предпочитают область дубово-грабовых лесов. Некоторые из южносибирских видов распространены лишь до восточных районов Центральной Европы, например клевер люпиновый (*Trifolium lupinaster*) и бубенчик лилиелистный (*Adenophora liliifolia*). Кроме того, отдельные обитающие на юге Сибири виды встречаются в Центральной Европе как реликты, например борец противоядный (*Aconitum anthora*) и высокорослый бузульник сибирский (*Ligularia sibirica*).

## Восточноазиатские летнезеленые леса

Восточноазиатские области лиственных лесов также подверглись сильному воздействию со стороны человека, а в странах с древней культурой — Японии и Китае — местами даже в большей степени, чем в Европе. Большие территории Маньчжурской флористической области в настоящее время полностью лишены лесов. На их месте, прежде всего в речных долинах, простираются обширные вейниковые луга (так называемая «амурская прерия»). В результате сплошной вырубki и уничтожения кедровников (лесов из кедровой сосны), под которыми грунтовые воды залегали на небольшой глубине, образовались препятствующие поселению древесных пород кочковатые осоковые луга, на которых преобладает осока Шмидта (*Carex schmidtii*). Однако в Амурской области и Приморском крае на больших площадях еще сохранились лиственные леса, почти не подвергшиеся влиянию человека.

На Дальнем Востоке Советского Союза, в Корее, на севере Китая и в Японии обнаруживается обилие видов, подобное тому, которое свойственно лиственным лесам Северной Америки. Большую роль здесь играют смешанные леса, в которых весьма значительна доля хвойных пород. Для этих лесов характерны и местами обильно представлены магнолии (*Magnolia*) [магнолию звездчатую (*M. stellata*) культивируют и в Европе], шелковицы (*Morus*),

айлант высочайший (*Ailanthus altissima*), гледичия (*Gleditschia*), гамамелис (*Hamamelis*), сирень (*Syringa*), а также карликовый бамбук. Как и в Центральной Европе, в образовании лесов участвуют дубы, вязы, клены, липы и грабы, но представлены они здесь значительно большим числом видов. В паркообразных редкостойных лесах среднего и нижнего Приамурья, в лесах Сахалина и юга Камчатки древесный ярус образуют в первую очередь тополи, березы, ольхи и ивы. Для восточноазиатских лесов типичны такие древесные породы, как относящийся к семейству рутовых бархат амурский (*Phellodendron amurense*), груша уссурийская (*Pyrus ussuriensis*), маакия амурская (*Maackia amurensis*), леспедеца двуцветная (*Lespedeza bicolor*), виды чубушника (*Philadelphus*) и актинидии (*Actinidia*), лимонник (*Schizandra*) из семейства магнолиевых, а также относящиеся к семейству аралиевых акантопанакс сидячецветковый (*Acanthopanax sessiliflorus*) и свободноягодник колючий, или дикий перец (*Eleutherococcus senticosus*). Последний теперь культивируют в качестве заменителя жень-шеня.

Во флоре кустарников большим числом видов представлены известные и в Европе роды: жимолость (*Lonicera*), жестер (*Rhamnus*), бересклет (*Euonymus*), боярышник (*Crataegus*) и дикие плодовые. Широко распространены лещина разнолистная (*Corylus heterophylla*) и барбарис амурский (*Berberis amurensis*). Мощные, одревесневающие вьющиеся растения, представленные видами ломоноса (*Clematis*), актинидии (*Actinidia*), краснопустырника (*Celastrus*) и пуэрарией (*Pueraria*) — самым древним прядильным растением Восточной Азии, — вместе с такими травянистыми лианами, как гигантская повилика японская (*Cuscuta japonica*), делают эти леса в некоторых местах труднопроходимыми. Из-за суровых зим в области летнезеленых лиственных лесов Азиатского континента почти отсутствуют растения, остающиеся зелеными и зимой.

Травянистый покров, как правило, флористически очень богат и пышно развит, в его состав входят представители многих известных и в наших широтах родов растений, причем видовое разнообразие часто очень велико. Разумеется, из-за различий в климате северных и южных районов этой области видовой состав трав также существенно различен. Вслед за цветущими весной весенником звездчатым (*Eranthis stellata*), ветреницами, например ветреницей амурской (*Anemone amurensis*), и другими травами развивается множество цветущих летом растений. Из них некоторые виды перловника (*Melica*), майника (*Majanthemum*), двулепестника (*Circaea*), кислицы (*Oxalis*) и яснотки (*Lamium*) растут и в Европе. Другие же роды, такие, как относящийся к семейству лютиковых, но образующий ягодообразные плоды воронец





Редкостойный, богатый рододендронам лес восточноазиатских горных местообитаний, в котором растет и пихта.

(*Actaea*), равноплодник (*Isopyrum*), земляника (*Fragaria*), сныть (*Aegopodium*) и колокольчик (*Campanula*), представлены родственными видами. Очень характерны крупные многолетние травы: бузульник (*Ligularia*), бубенчик (*Adenophora*), клопогон (*Cimicifuga*) и виды бодяка (*Cirsium*), а на севере — прежде всего борщевик (*Heracleum*), дудник (*Angelica*) и белокопытник (*Petasites*). Последние растения придают особое своеобразие флоре Камчатки и Сахалина.

Характерно, что среди луговых злаков и разнотравья много высокорослых растений. Гигантские травостой образуют вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*) вместе с очень высоким, встречающимся и в Японии мискантусом (*Miscanthus*) и широколистной арундинеллой уклоняющейся (*Arundinella anomala*). Великолепно цветущее разнотравье придает лугам удивительную красочность. Особенно красивы в пору цветения красоднев малый (*Hemerocallis minor*), купальницы (*Trollius ledebourii*, *T. macropetalus*), лихнис сверкающая (*Lychnis fulgens*), имеющий желтые цветки зверобой большой (*Hypericum ascyron*) и касатик Кемпфера (*Iris kaempferi*), цветущий темными, сине-фиолетовыми цветками. Полутораметровой высоты достигает изумительная лилия даурская (*Lilium dahuricum*). Очень красивы во время цветения встречающиеся здесь представители родов мытник (*Pedicularis*), таволга (*Filipendula*), астра (*Aster*), бузульник (*Ligularia*) и соссюрея (*Saussurea*).

**Типы леса.** Леса из дуба монгольского (*Quercus mongolica*), лиственницы даурской (*Larix dahurica*),

берез плосколистной и даурской (*Betula platyphylla*, *B. dahurica*) сменяют забайкальские хвойные леса вблизи Благовещенска. Они оказываются переходными к настоящим маньчжурским лиственным смешанным лесам. В их кустарниковом ярусе уже встречаются типичные маньчжурские виды, в частности лещина разнолистная (*Corylus heterophylla*) и леспедеца двуцветная (*Lespedeza bicolor*).

Дубово-лиственничные смешанные леса к востоку от Благовещенска сменяются редкостойными дубовыми лесами, в которых дуб монгольский почти без примеси других деревьев растет на теплых южных склонах и на сглаженных вершинах гор от Малого Хингана до Кореи. Разреженные древостой позволяют развиваться в нижних ярусах леса светолюбивым растениям. Здесь обильно и пышно цветут пион белоцветковый (*Paeonia albiflora*), виды астильбе (*Astilbe*), чемерицы (*Veratrum*) и красоднева (*Hemerocallis*), а также цветущий розовыми цветками рододендрон даурский (*Rhododendron dahuricum*).

В горах Сихотэ-Алиня эти леса преимущественно под воздействием человека сменились смешанными лесами, состоящими из лиственных пород с ценной древесиной и сосны сибирской; в них огромные пихты цельнолистные (*Abies holophylla*) возвышаются над другими деревьями. Кроме сосны сибирской (*Pinus sibirica*, = *P. cembra* var. *sibirica*) здесь можно встретить и тисс остроколючный, или дальневосточный (*Taxus cuspidata*). Из кустарников прежде всего обращает на себя внимание актинидия острая (*Actinidia arguta*) — одна из мощнейших лиан Дальнего Востока: толщина ее стволов достигает 16 см. В ярусе трав изредка встречается растение, с древних времен используемое как лекарственное, — женьшень (*Panax schin-seng*); его ареал связан с районами, расположенными неподалеку от морских берегов, и доходит до Северного Китая и Кореи.

Из всех типов восточноазиатских летнезеленых лиственных лесов наибольшую известность получили богатые видами клена смешанные лиственные леса. Их многоярусный древостой образован многочисленными видами клена, например кленами мелколистным и приречным (*Acer mono* и *A. ginnala*), толстоствольными липами (*Tilia amurensis*, *T. taquetii*), вязом сродным (*Ulmus propinqua*), орехом маньчжурским (*Juglans manshurica*), березами, встречающимися и в смешанных дубовых лесах, а также бархатом амурским с замечательной бархатистой пробкой. Во всей области такие леса характерны для склонов долин крупных горных рек. В почвах, на которых они развиваются, содержится много питательных веществ. Среди кустарников доминируют виды родов, представленных и в европейских лесах: бересклета (*Euonymus*), жестера (*Rhamnus*) и чубушника (*Philadelphus*), очень типична лещина маньчжурская (*Cory-*



*lus manshurica*). В Приморском крае растут также ясени — носолистный и маньчжурский (*Fraxinus rhynchophylla*, *F. mandschurica*), каштан городчатый, или японский (*Castanea crenata*), и проникший сюда из лавровых лесов стиракс японский (*Styrax japonica*). Особый отпечаток на эти леса накладывает обилие лиан, из которых следует упомянуть великолепный лимонник китайский (*Schizandra chinensis*), виноград амурский (*Vitis amurensis*) и актинидию (*Actinidia kolomicta*), цепляющуюся за другие растения растопыренными, меняющими окраску листьями. Местами в виде островков рассеяны участки леса из сосны корейской (*Pinus koraiensis*). Ярус трав флористически также очень богат. Помимо видов, упомянутых на стр. 228, здесь растут характерные для этих лесов гнездовка азиатская (*Neottia asiatica*), вороний глаз (*Paris*) и многие папоротники, например адиантум стоповидный (*Adiantum pedatum*). Подобные же леса распространены и в нижних горных поясах на севере Японии. Здесь видовое разнообразие кленов оказывается еще большим, так как имеются типичные японские виды клена, например клен дланевидный (*Acer palmatum*).

Буковые леса растут только в Корее и в Японии в горах средней высоты. Японские буковые леса образованы преимущественно буком городчатым (*Fagus crenata*), а корейские — родственным ему буком многожилковатым (*F. multinervis*).

В Восточной Азии, как и в Европе, пойменные леса подразделяются на состоящие из пород с мягкой и твердой древесиной, причем в первых доминируют тополь душистый (*Populus suaveolens*) и многие виды ив. Важную роль в пойменных лесах играют также липа амурская (*Tilia amurensis*), ясень маньчжурский (*Fraxinus mandschurica*), вяз гладкий (*Ulmus laevis*) и бархат амурский. В прибрежных районах эти леса флористически еще богаче. Здесь растут огромные, достигающие 40-метровой высоты тополь Максимовича (*Populus maximowiczii*) и вяз японский (*Ulmus japonica*). В подлеске развиваются сирень амурская (*Syringa amurensis*), маакия амурская (*Maackia amurensis*), уже упоминавшаяся актинидия, достигающая четырехметровой высоты, жимолость Рупрехта (*Lonicera ruprechtii*) и жестер даурский (*Rhamnus dahurica*).

У пойменных лесов Камчатки и Сахалина, флористически более бедных, свои особенности. Здесь в пойменных ивняках особенно пышно развиваются травянистые растения. Так, дудник медвежий (*Angelica ursina*), таволга камчатская (*Filipendula kamtschatica*) и белокопытник японский (*Petasites japonicus*) бывают высотой до 2,5 м, а гигантский борщевик сладкий (*Heracleum dulce*) — до 4,5 м.

## Североамериканские летнезеленые лиственные леса

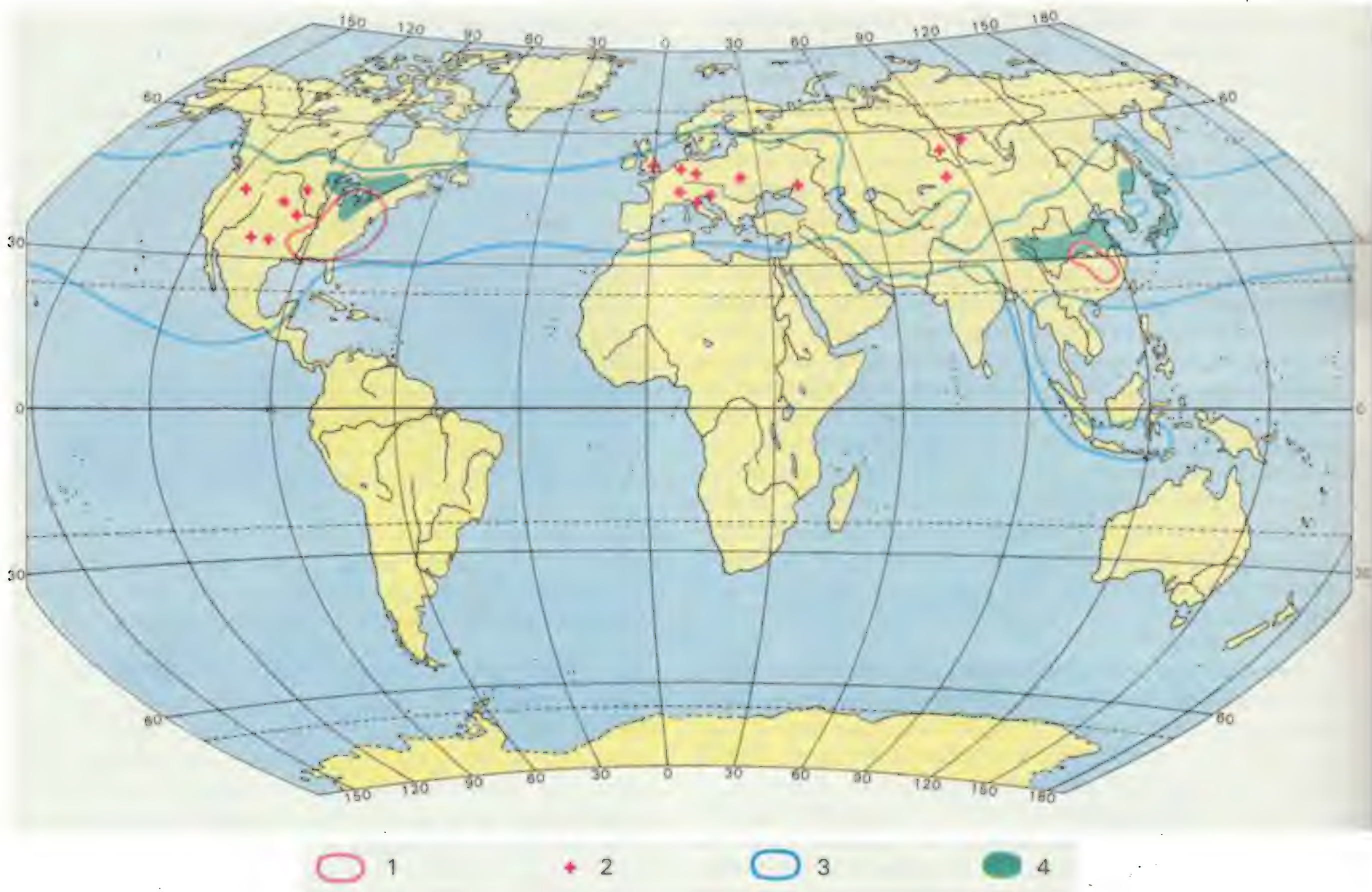
В Северной Америке, как и в Европе, лиственные леса подверглись сильному изменению в результате раскорчевки под пашни, а местами, после выжигания больших лесных массивов, даже полностью уничтожены. Поэтому, бесспорно, многие из современных сосновых и дубовых лесов вторичны. Очевидно, индейцы во многом способствовали распространению древесных пород, приносящих съедобные плоды, таких, как орех, гикори, лещина, дуб, каштан; эти деревья растут в лесах повсюду. Позже большое влияние на леса оказала интенсификация сельского хозяйства и его механизация. Не удивительно, что сейчас лишь небольшая часть некогда облесенных территорий еще покрыта лиственным лесом.

Лиственные леса на востоке Северной Америки флористически очень богаты; отметим в первую очередь, что число видов деревьев здесь гораздо больше, чем в Европе. Существенную роль играют смешанные, образованные многими видами древесных пород леса. Наиболее богаты видами роды клен (*Acer*), кария, или гикори (*Carya*), и дуб (*Quercus*). Почти все роды деревьев, известные в Европе, встречаются и здесь; это бук, каштан, липа, граб, ясень, береза, вяз и дикие плодовые. Растут и такие деревья, которые в Центральной Европе вымерли, но имеют родственные виды в Восточной Азии или как реликты встречаются на Кавказе. Таковы магнолии (*Magnolia*), каркас (*Celtis*), платан (*Platanus*) и орех (*Juglans*), а также гамамелис (*Hamamelis*). Особенно характерны для Северной Америки тюльпанное дере-

Дуб Келлога (*Quercus kelloggii*) с мощными стволами — одна из важнейших лиственных пород Северной Америки







Распространение тюльпанного дерева (*Liriodendron*) (1) и места, где обнаружены его ископаемые остатки (2), а также распространение рода клен (*Acer*) (3) и области, где особенно много видов этого рода (4)

во (*Liriodendron tulipifera*), ликвидамбар смолоносный, или амбровое дерево (*Liquidambar styraciflua*), цветущий великолепными белыми цветками хионантус виргинский (*Chionanthus virginiana*), тсуга канадская (*Tsuga canadensis*) и лжетсуга тиссолистная, или дугласова пихта (*Pseudotsuga menziesii*), которую в Европе часто культивируют в парках. Кустарники также исключительно многообразны; многими видами представлены роды боярышник (*Crataegus*), кизил (*Cornus*), бересклет (*Euonymus*), ива (*Salix*), падуб (*Ilex*) и яблоня (*Malus*). Отнесем сюда же каликант, или чашецветник, цветущий (*Calycanthus floridus*) с коричнево-красными цветками, кладрастис (*Cladrastis*) и очень красивые рододендроны (виды *Rhododendron*).

Травянистый ярус лесов в свою очередь необычайно богат. Многие из родов, насчитывающих здесь

большое число видов, представлены и в Европе, но лишь немногими видами. Весной цветут разные ветреницы (*Anemone quinquefolia*, *A. thalictroides*), стеблелист василисниковидный (*Caulophyllum thalictroides*) из семейства барбарисовых, дицентра (*Dicentra*), красивые кандыки (*Erythronium*), родственные нашему вороньему глазу виды триллиума (*Trillium*), многие фиалки (*Viola*), а также печеночница, или перелеска, остролопастная (*Hepatica acutiloba*). Многими видами представлены роды копытень (*Asarum*), герань (*Geranium*), подлесник (*Sanicula*) и купена (*Polygonatum*). Очень примечательна аризема трехлистная (*Arisaema triphyllum*) — растение из семейства ароидных. Летом цветут высокорослые представители разнотравья, а также злаки и множество видов осок (*Carex*). Широко распространены косогорник белый (*Prenanthes alba*), золотарник широколистный (*Solidago latifolia*) и широколистный же злак *Uniola latifolia*.

**Типы леса.** На востоке Северной Америки наиболее богат видами древесных пород, если не считать пой-





*Деревья североамериканских летнезеленых лиственных лесов*

менных лесов, смешанный лес из дуба и тюльпанного дерева (*Liriodendron tulipifera*), которое может достигать 60-метровой высоты. Этот тип леса встречается прежде всего невысоко в горах и на плоскогорьях. Восточнее Аппалачей растут дубово-каштановые смешанные леса, в которых после массовой гибели каштанов в 1900 г. преобладают главным образом клен красный (*Acer rubrum*) и дуб красный (*Quercus rubra*). Американский каштан зубчатый (*Castanea dentata*) встречается ныне очень редко.

В сухих областях западнее Аппалачей и на юго-востоке Северной Америки встречаются леса из дуба и кари (гикори), в которых оба рода представлены многими видами. Так, здесь растут дубы крупноплодный и бархатистый (*Quercus macrocarpa* и *Q. velutina*), а также кария белая (*Carya alba*, = *C. tomentosa*). Важную роль играет один из родов семейства бобовых — десмодиум (*Desmodium*).

Буково-магнолиевые леса характерны для богатых

питательными веществами почв речных долин на юге США. Здесь обильно представлены широколиственные вечнозеленые деревья. Наряду с видами клена, липы, хмелеграба и дуба растут великолепно цветущие магнолии, например крупноцветковая и крупнолистная (*Magnolia grandiflora* и *M. macrophylla*), гаммелис виргинский (*Hamamelis virginiana*), а также гортензия дуболистная (*Hydrangea quercifolia*). Леса из бука крупнолистного (*Fagus grandifolia*) и клена серебристого, или сахаристого (*Acer saccharinum*), встречаются высоко в Аппалачских горах; они соответствуют буковым лесам гор Центральной Европы. Тсуга канадская (*Tsuga canadensis*) в Северной Америке играет ту же роль, что и пихта белая в Европе.

Растущие по берегам крупных рек пойменные леса очень разнообразны, видовое многообразие составляющих их деревьев значительно богаче, чем в соответствующих лесах Центральной Европы. Если в пойменных лесах, образованных древесными породами с мягкой древесиной, представлен преимущественно тополь канадский (*Populus canadensis*), то



«твердодревесинные» леса образованы кленом серебристым, или сахаристым (*Acer saccharinum*), и кленом ясенелистным, или американским (*A. negundo*), платаном западным (*Platanus occidentalis*), а также многими видами ясеня, вяза и дуба. Растения яруса кустарников переплетены лианами, в частности девичьим виноградом пятилисточковым (*Parthenocissus quinquefolia*), глицинией кустарниковой (*Wisteria frutescens*) и виноградом (виды *Vitis*). Европейскую крапиву здесь замещает еще более «жгучее» растение из того же семейства крапивных — лапорея канадская (*Laportea canadensis*).

Большие территории Северной Америки — от штата Мэн до Великих озер — заняты смешанными лиственно-хвойными лесами. В их составе можно найти

почти все древесные породы центральноамериканской зоны лиственных лесов. Из хвойных деревьев значительное участие в образовании древостоев принимают, кроме упомянутой тсуги канадской, сосна веймутова (*Pinus strobus*), ель белая (*Picea alba*) и пихта бальзамическая (*Abies balsamea*). На торфянистых почвах, образовавшихся в результате зарастания водоемов с непроточной водой, встречаются болотистые заросли из ольхи морщинистой (*Alnus rugosa*); вместе с ней растут многие виды ивы (*Salix*), один из видов кизила (*Cornus purpusii*), виды сумаха (*Rhus*) и рододендрона (*Rhododendron*). Здесь встречаются также ближайшие родственники нашего чистоуста величавого — чистоусты коричный и Клэйтона (*Osmunda cinnamomea*, *O. claytoniana*).



# Зона бореальных хвойных лесов

Полет из Токио в Москву протяженностью 8000 км продолжается около 10 часов. Из них более 7 часов, то есть свыше 6000 км, самолет летит над тайгой — огромной областью нетронутых хвойных лесов, которые пассажирам кажутся нескончаемым зеленым ковром. Округлые вершины Станового хребта поросли очень редкостойными хвойными лесами, западнее господствует горный ландшафт со сглаженными формами рельефа и редкостойной тайгой. Он пересечен множеством рек, даже в середине июня отчасти еще покрытых льдом. За Енисеем — а он с высоты 10 000 м имеет вид широкой ленты — картина резко меняется. Вместо горной тайги появляется заболоченная тайга Западносибирской низменности. До Оби, то есть на протяжении свыше 1000 км, путешественник видит бескрайние непроходимые топи и болота, разделенные узкими перемычками, поросшими редко расположенными деревьями. Лишь на восточных предгорьях Урала вновь появляется тайга. Но здесь это уже сравнительно густые леса, они тянутся до верховьев Двины, сменяясь западнее все более окультуренными, приспособленными для ведения сельского хозяйства территориями с населенными пунктами.

**Размеры и границы.** Бореальная зона хвойных лесов, общий вид которой с высоты птичьего полета мы вкратце охарактеризовали, — самая крупная зона растительности земного шара. Если исключить океаны, она простирается без сколько-нибудь существенных перерывов вокруг всего северного полушария. В Евразии с запада на восток вдоль Полярного круга зона тянется более чем на 7000 км, по параллели, соответствующей 60° с. ш., — свыше 8000 км, а в Северной Америке — более чем на 5000 км. Ее протяженность с севера на юг в Евразии, как и в Северной Америке, в среднем составляет 1000—1200 км, а в некоторых местах, например между Енисеем и Леной, — почти вдвое больше. Таким образом, как нетрудно убедиться, бореальная зона хвойных лесов охватывает огромнейшую территорию.

Хотя площадь зоны столь велика, растительный покров ее обширных пространств весьма однообразен, и в хозяйственном отношении составляющие ее районы также имеют много общего. Это единственная зона растительности нашей планеты, где из всех

способов получения растительного сырья, бесспорно, преобладает заготовка древесины. Бореальные леса играют исключительно важную роль в лесной промышленности. Почти 80% всей получаемой в мире деловой древесины — древесина хвойных деревьев, 70% такой древесины заготавливается в бореальных хвойных лесах. Не удивительно, что в странах, чья территория — целиком или частично — находится в этой зоне, получение и переработка древесины составляют существенную часть всего промышленного производства (сказанное относится, например, к Финляндии или Швеции) или даже, как в Канаде, оказываются его основой. В Советском Союзе деревообрабатывающая промышленность тоже играет важную роль: ведь СССР принадлежит примерно четверть всех имеющихся на Земле лесов! Правда, до сих пор используется относительно небольшая часть бореальных хвойных лесов, а именно те из них, что расположены вблизи транспортных магистралей. Огромные районы пояса хвойных лесов остаются еще практически нетронутыми и ждут хозяйственного освоения.

Как южную, так и северную границы бореальной зоны хвойных лесов часто нельзя провести достаточно четко, поскольку здесь находятся области, переходные к соседним зонам.

В подверженной влиянию океана Европе бореальные хвойные леса на юге граничат с летнезелеными смешанными лиственными лесами, причем между ними располагается так называемая «бореонеморальная переходная зона», в которой либо встречаются смешанные леса из лиственных и хвойных древесных пород, либо, чаще, обнаруживается мозаичное чередование участков хвойного и лиственного леса; такое чередование обычно определяется почвенными факторами. В целом южную границу собственно бореальной зоны можно считать примерно совпадающей с северной границей распространения дуба черешчатого (*Quercus robur*).

В Западной Сибири хвойные леса на юге граничат с относительно узкой зоной редкостойных березовых лесов, а в восточной, континентальной части Сибири — со степями и даже полупустынями.

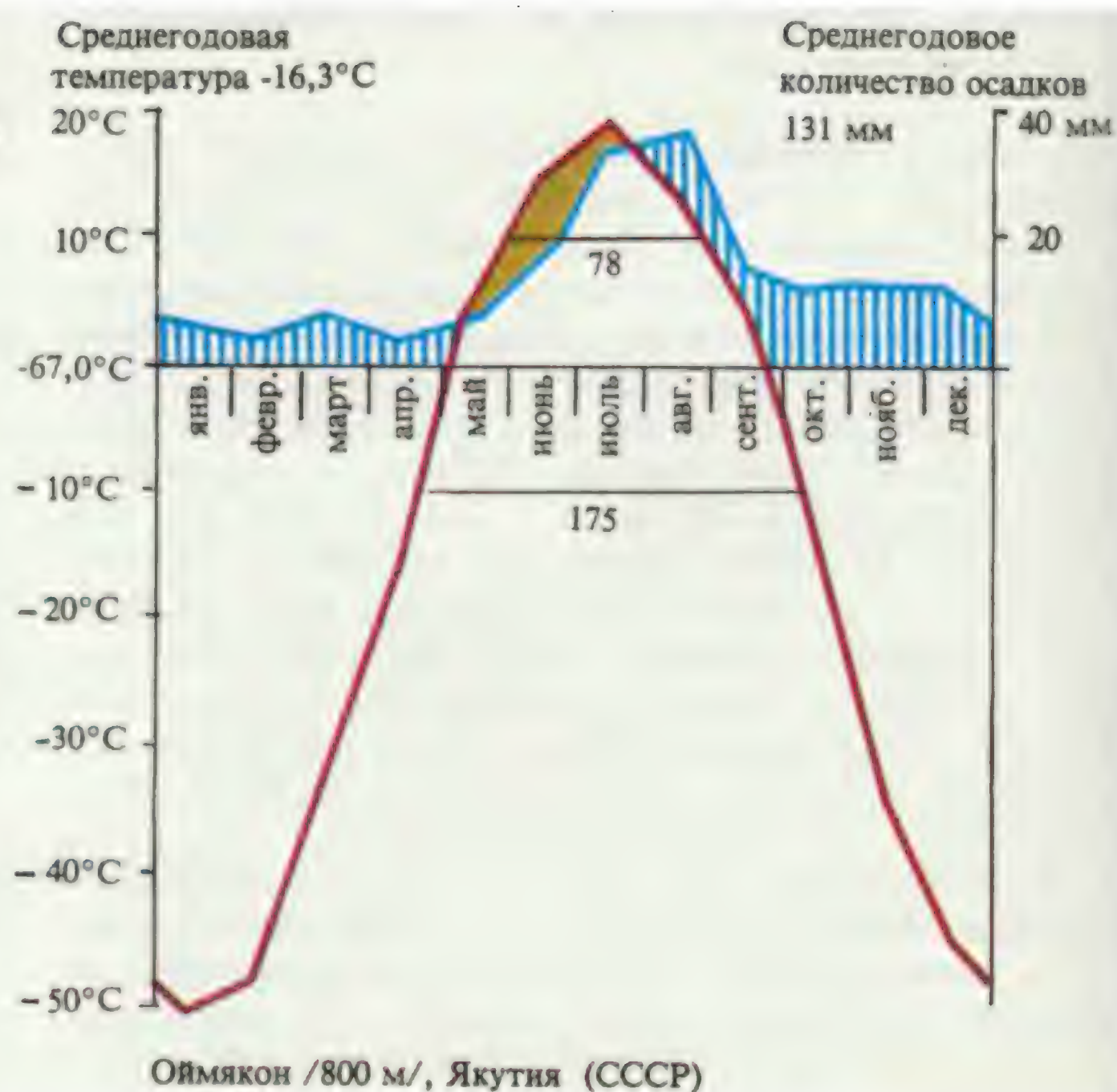
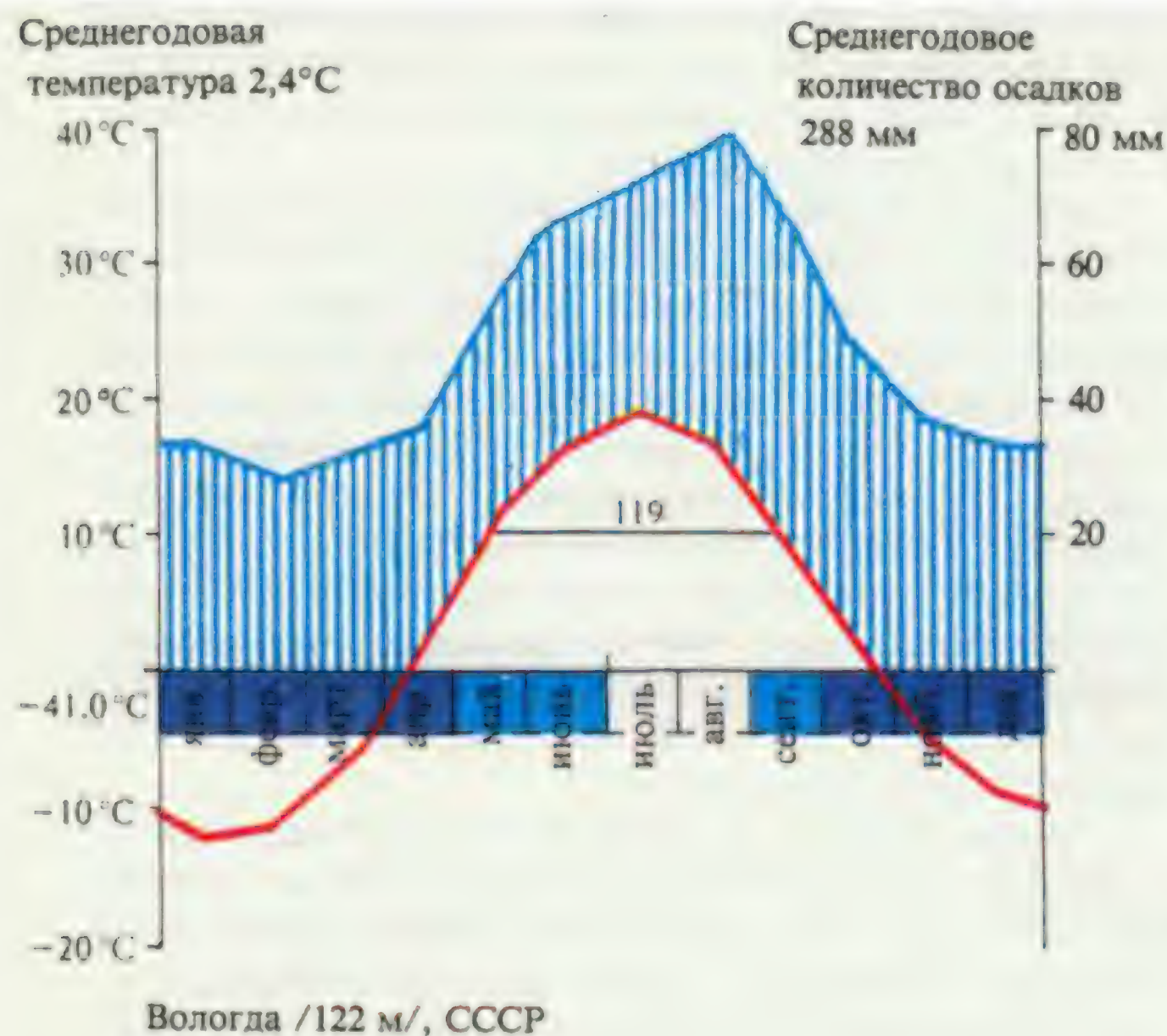
В Северной Америке наблюдается примерно та же картина. И здесь в восточной части континента, подверженной сильному влиянию Атлантического океа-





Североамериканский бореальный хвойный лес в Йосемитском парке (США)

Климадиаграммы зоны бореальных хвойных лесов Северной Европы, Азии и Северной Америки



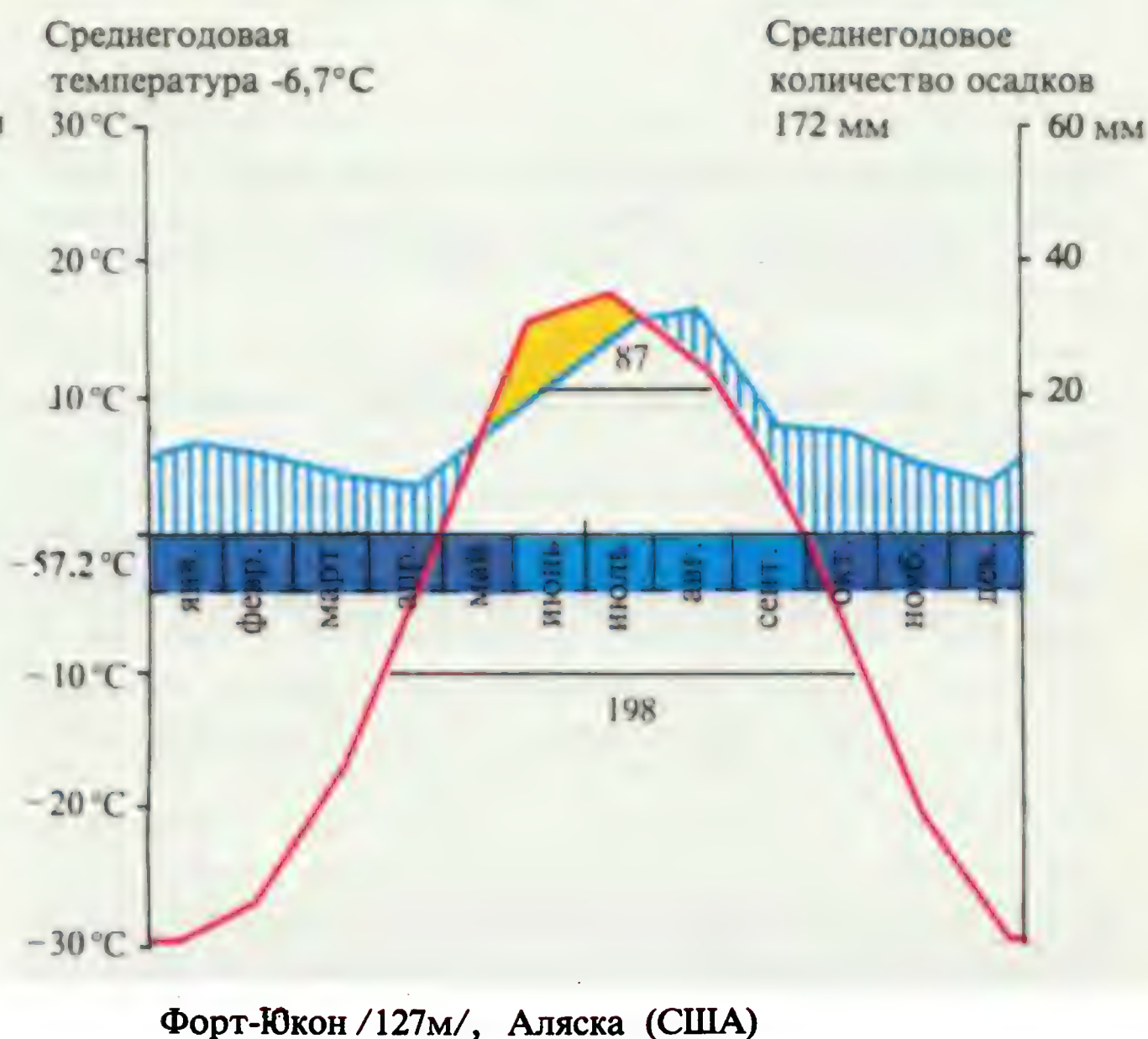
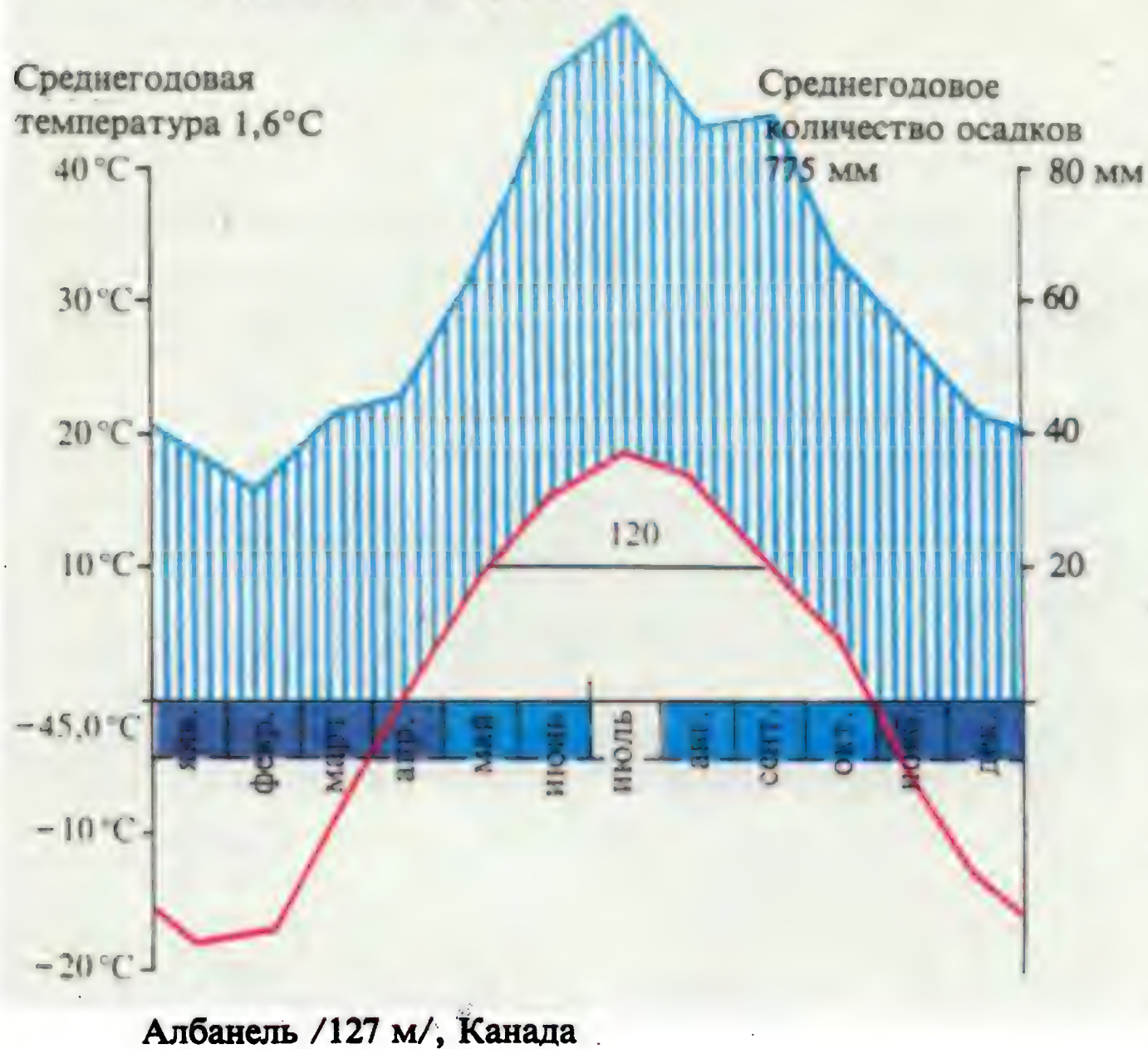
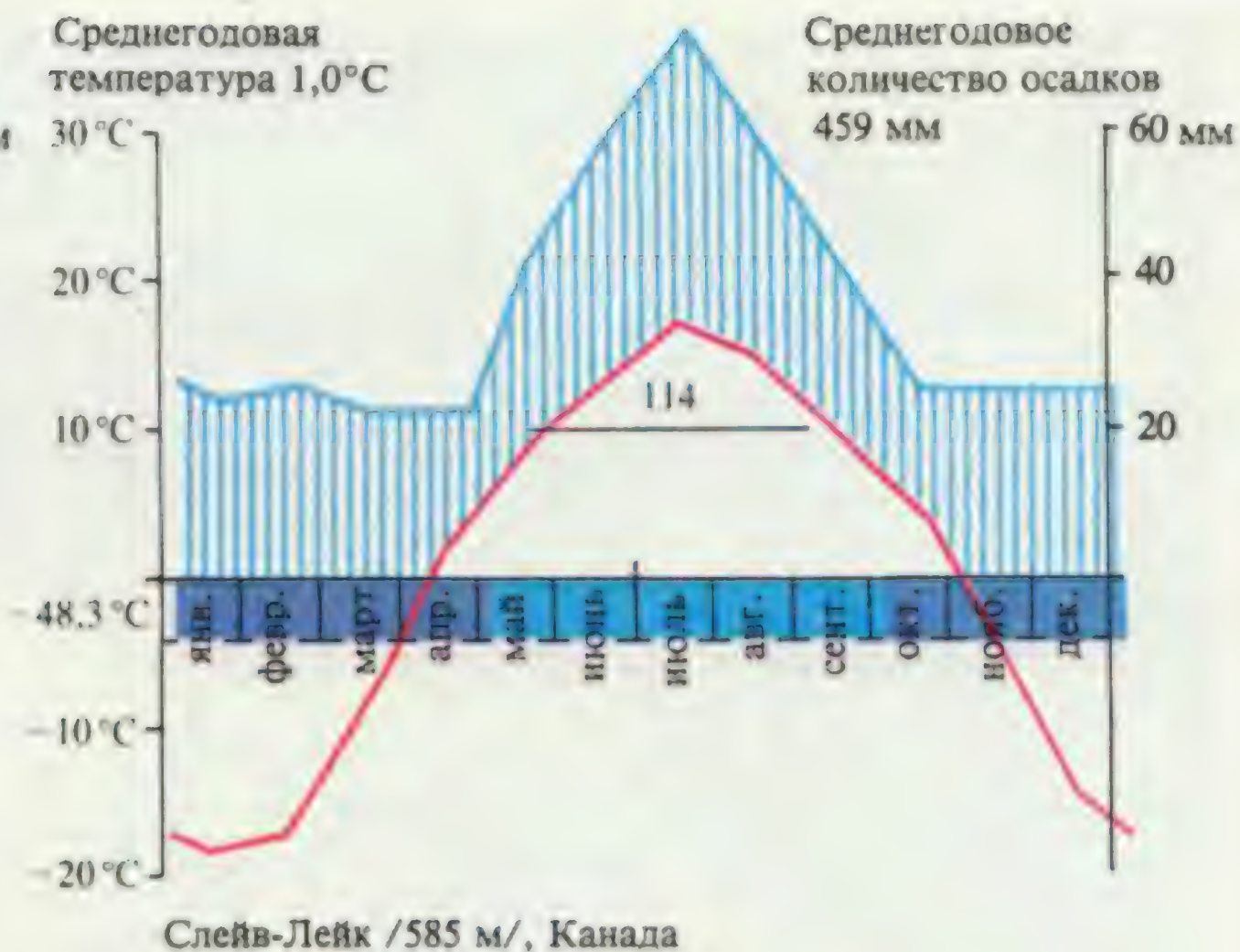
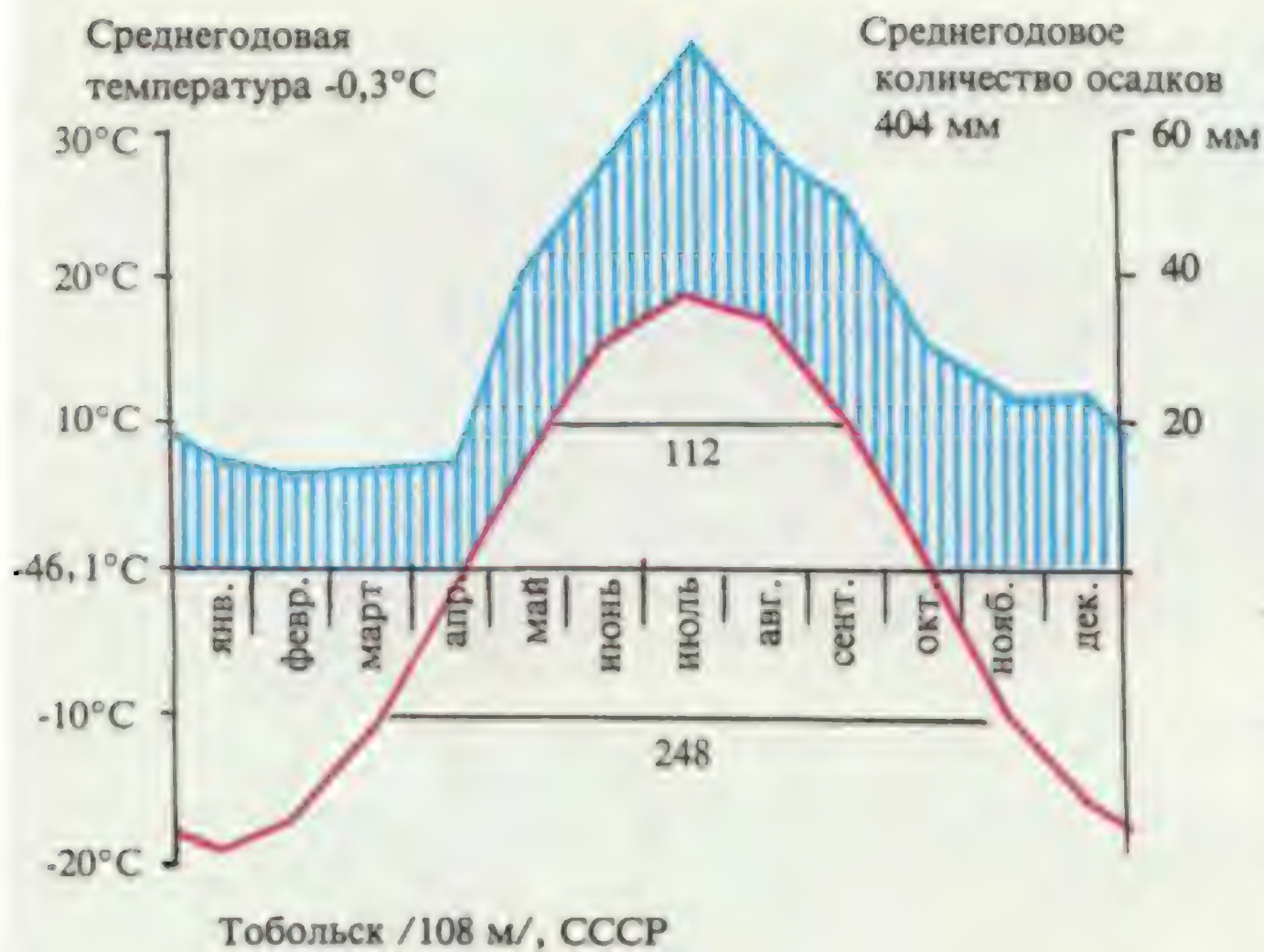
на, например в области Великих озер, бореальные хвойные леса на юге переходят в летнезеленые лиственные леса, тогда как на более континентальном западе они смыкаются с прериями.

С севера к бореальным хвойным лесам всюду примыкает тундра. Местами эта граница выражена очень резко, но чаще хвойный лес как бы разбивается здесь на отдельные островки, и возникает так называемая лесотундра. Большие площади лесотундры занимает прежде всего в Восточной Сибири и в некоторых районах Северной Америки. Среди геоботаников нет единого мнения о том, куда следует относить лесотундру: к зоне хвойных лесов или к тундровой зоне. В зависимости от того, к какой из зон относят лесотундру, приводятся разные сведения о размерах занимаемых этими зонами территорий.

На некоторых вопросах, относящихся к границам распространения леса и отдельных видов деревьев, мы остановимся в следующем разделе книги; где речь пойдет о тундре.

**Климатические условия.** Границы зоны бореальных хвойных лесов, равно как и распространение этих лесов внутри зоны, обусловлены климатом. Там, где он неблагоприятен для развития широколиственных древесных пород, то есть в тех местах, где лето слишком короткое, а зима слишком продолжительная, начинают господствовать хвойные леса. Определяющими климатическими показателями можно считать среднесуточные температуры выше



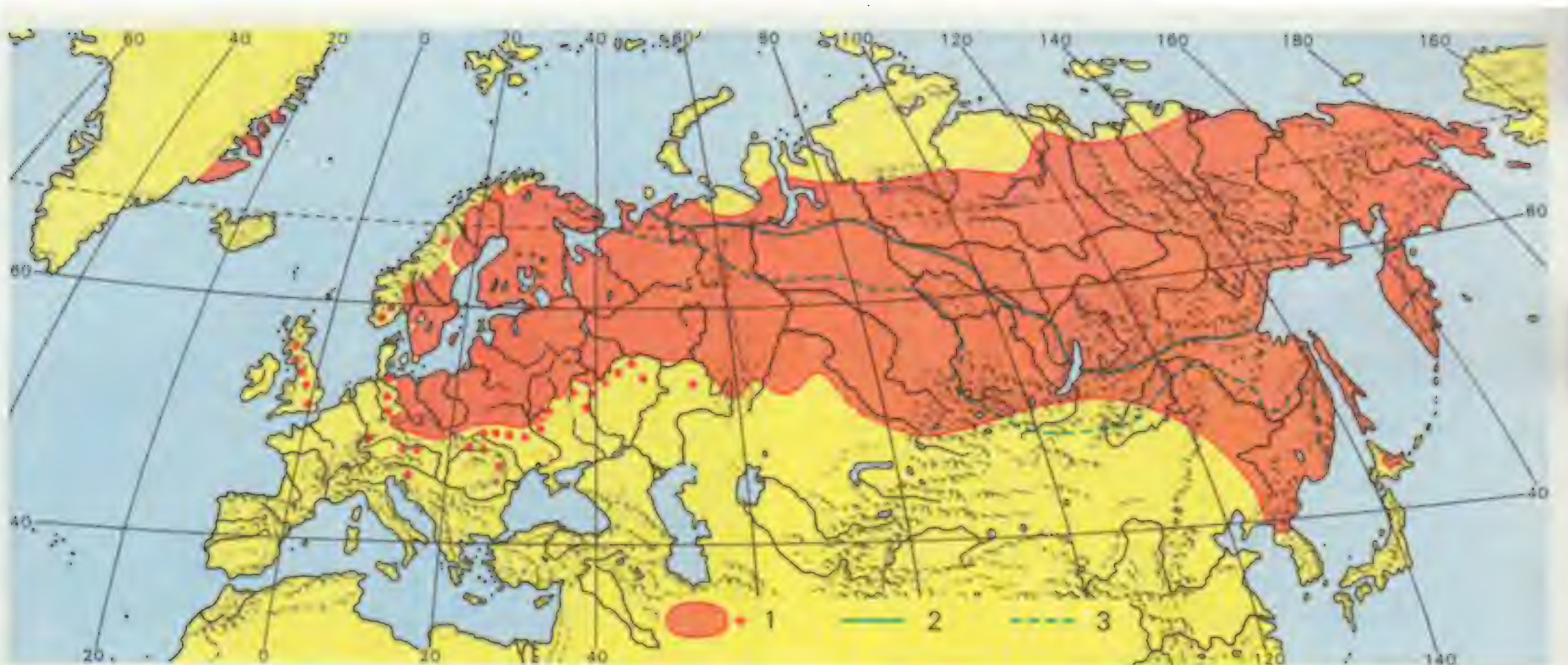


$10^{\circ}\text{C}$  менее чем в течение 120 дней в году и холодный период, продолжающийся на протяжении более полу-года. Если же последний длится около 8 месяцев и лишь максимум 30 суток в году обнаруживают среднюю температуру не ниже  $10^{\circ}\text{C}$ , то и хвойные деревья не способны благополучно развиваться. Здесь проходит граница зоны арктических тундр. Следовательно, ограничивающим фактором в первую очередь оказывается продолжительность относительно теплого времени, когда среднесуточные температуры достигают  $10^{\circ}\text{C}$  и выше, а не сами по

себе высокие летние или низкие зимние температуры. Даже в районе полюса холода северного полушария, в Верхоянске и Оймяконе, где зимой температура часто опускается ниже  $-60^{\circ}\text{C}$ , вполне хорошо развиваются хвойные леса!

Но температура — не единственный климатический фактор, влияющий на состав растительного покрова и границы зоны хвойных лесов. Рельеф местности, от которого зависит, в частности, действие ветра на растения, почвенные и другие факторы также играют определенную роль. Однако все они ока-





Распространение багульника болотного (*Ledum palustre*) в Евразии (1) и южная граница сплошного распространения многолетнемерзлых горных пород («вечной мерзлоты») (2), а также южная граница промерзания почв (3)

зывают воздействие на относительно ограниченных территориях.

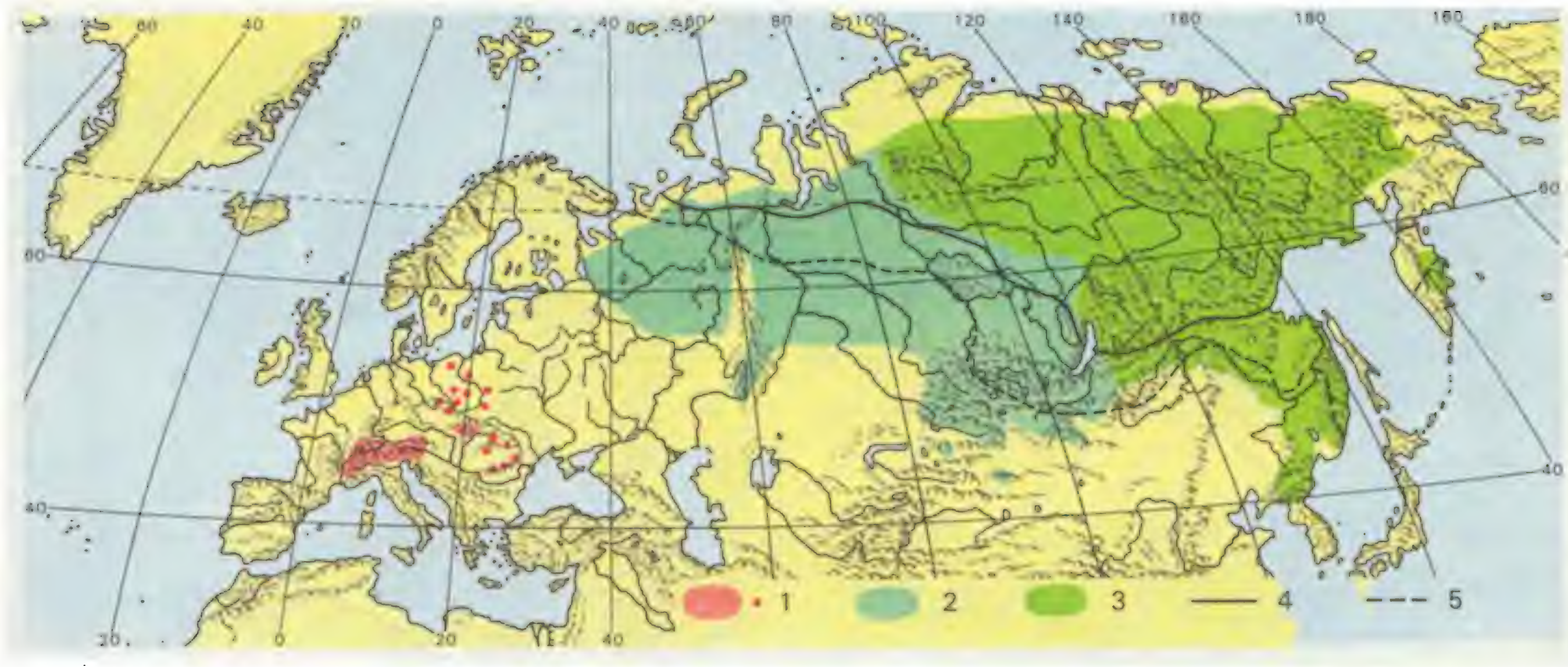
Климат бореальной зоны отнюдь не всюду одинаков, что при ее огромной протяженности вполне понятно. В пределах зоны различают два климатических региона: холодный океанический и холодный континентальный. Их различия ясно видны на приводимых климатодиаграммах. При сравнении этих диаграмм, относящихся к разным пунктам Евразии и Северной Америки, видно также, что климатические условия обоих континентов весьма схожи. В Евразии холодный океанический регион простирается от Скандинавии через Западную Сибирь вплоть до Енисея. Эта территория сравнительно богата осадками: в среднем их выпадает 400—500 мм в год. Осадки, которые выпадают здесь зимой и обуславливают образование высокого снежного покрова, приносятся воздушными массами прежде всего с Атлантического океана; последние оказывают сильное влияние на зимние температуры, заметно снижающиеся в направлении с запада на восток. Если в Скандинавии зимы довольно мягкие (их средние температуры находятся в пределах от  $-7$  до  $-10^{\circ}\text{C}$ ), то средние зимние температуры в районе Енисея составляют уже около  $-30^{\circ}\text{C}$ . Но в целом различия температур все же не столь велики (ср. климатодиаграммы Вологды, Албанеля, Тобольска и Слейв-Лейка).

Холодный континентальный климатический регион простирается от Енисея до Тихого океана; Енисей резко отграничивает Западную Сибирь от Восточной не только по климатическим показателям, но и по характеру растительности, рельефа и т. д. Эта граница настолько бросалась в глаза прежним натуралистам-путешественникам, что, например, Гмелин<sup>1</sup> даже предлагал провести здесь рубеж между Европой и Азией.

В этом регионе с континентальным климатом лето очень жаркое (температура достигает  $30-38^{\circ}\text{C}$ ), а зимы необыкновенно суровые, с холодами до  $-50^{\circ}\text{C}$ , наиболее низкие температуры бывают ниже  $-60^{\circ}\text{C}$ . Амплитуда колебаний температуры, величину которой, кстати, считают характерным признаком континентальности климата, местами здесь превышает  $100^{\circ}\text{C}$ , иными словами, она больше, чем где-либо на земном шаре. Резко выраженное высокое атмосферное давление, устанавливающееся зимой над Восточной Сибирью, обуславливает возникновение нисходящих потоков воздуха и тем самым малую облачность и почти полное отсутствие осадков. Поэтому зимы здесь очень сухие, а поскольку снежный покров невелик — например, у Якутска толщина его достигает всего 30—40 см, — почва глубоко промерзает. Это в свою очередь оказывается важным фактором, от которого зависит сохранение многолетнемерзлых горных пород (так называемая «вечная мерзлота»). Летом выпадает очень мало осад-

<sup>1</sup> Гмелин Иоганн Георг (1709—1755) — академик Петербургской Академии наук, автор первой «Флоры Сибири». — Прим. ред.





*Распространение разных видов лиственницы в Евразии и южная граница «вечной мерзлоты».*

1 — лиственница европейская (*Larix decidua*); 2 — лиственница сибирская (*L. sibirica*); 3 — лиственница даурская (*L. dahurica*); 4 — южная граница сплошного распространения многолетнемерзлых горных пород; 5 — южная граница промерзания почв.

ков: своим возникновением они обязаны прежде всего транспирации влаги растениями и испарению ее водоемами. Среднегодовое количество осадков, составляющее менее 300 мм, а местами даже менее 150 мм, соответствует количеству, характерному для полупустынных и пустынных областей (ср. климатограммы Оймякона и форта Юкон). Тот факт, что, несмотря на это, растительный покров получает достаточно влаги, а климат оказывается гумидным, объясняется наличием мерзлых почв: свою потребность в воде растения покрывают за счет влаги оттаивающих летом верхних слоев почвы.

Следует добавить, что постоянно мерзлые почвы характерны почти для всей Восточной Сибири, примерно для трети Западной Сибири, тогда как на севере Европы они занимают лишь узкую полосу у северного края пояса хвойных лесов (см. карту). В Северной Америке они также широко распространены и, например, в Канаде занимают более половины бореальной области. С ними же связано и сильное заболачивание территорий, поскольку вода здесь не в состоянии впитаться в почву. Как полагают, «вечная мерзлота» сохранилась со времени ледникового периода.

С другой стороны, некоторые особенности растительного покрова и почвообразовательного процесса

явно свидетельствуют о влиянии сухости климата. Так, в Якутии местами встречаются подобные чернозему степные и даже солонцовые почвы, занятые растительными сообществами типа степных.

**Почвы.** Наиболее распространенный в зоне бореальных лесов тип почв — подзолистая почва (см. рисунок), возникающая здесь почти на всех материнских горных породах. Из-за недостатка тепла в течение большей части года микробиологическое разруше-

*Вертикальный разрез подзолистой почвы.*

Для этого типа почвы характерны как светло-серый оподзоленный горизонт, так и темно-коричневый горизонт, обогащенный соединениями железа.





**Распространение важнейших видов древесных пород  
в разных регионах бореальной зоны хвойных лесов (частично по Schmithüsen)**

	Скандинавия	Европейская часть СССР и Западная Сибирь	Восточная Сибирь	Северная Америка	
				западная часть	восточная часть
• Ель ( <i>Picea</i> )	Ель обыкновенная ( <i>P. abies</i> )	Ель сибирская ( <i>P. obovata</i> )		Ель канадская ( <i>P. canadensis</i> ) Ель ситхинская ( <i>P. sitchensis</i> )	Ель черная ( <i>P. mariana</i> )
Сосна ( <i>Pinus</i> )		Сосна обыкновенная ( <i>P. sylvestris</i> ) Сосна сибирская, или кедровая ( <i>P. sibirica</i> ) Кедровый стланик ( <i>P. pumila</i> )		Сосна Банкса ( <i>P. banksiana</i> )	
Пихта ( <i>Abies</i> )		Пихта сибирская ( <i>A. sibirica</i> )		Пихта бальзамическая ( <i>A. balsamea</i> )	
Лиственница ( <i>Larix</i> )		Лиственница сибирская ( <i>L. sibirica</i> )	Лиственница даурская ( <i>L. dahurica</i> )	Лиственница американская ( <i>L. americana</i> )	
Береза ( <i>Betula</i> )	Береза пушистая ( <i>B. pubescens</i> ) Береза поникшая ( <i>B. pendula</i> )	Береза пушистая ( <i>B. pubescens</i> )	Береза извилистая ( <i>B. tortuosa</i> ) Береза каменная ( <i>B. ermani</i> )	Береза бумажная ( <i>B. papyrifera</i> )	
Тополь ( <i>Populus</i> )	Тополь дрожащий, или осина	Тополь дрожащий, или осина ( <i>P. tremula</i> )		Тополь осинообразный ( <i>P. tremuloides</i> ) Тополь бальзамический ( <i>P. balsamifera</i> )	

ние лесной подстилки, образующейся в результате опада хвои, затруднено, и поэтому возникает слой грубого гумуса. Из-за постоянно высокой насыщенности почвы влагой происходит вымывание образующихся в этом слое гуминовых кислот, которые в свою очередь вызывают в ниже расположенном минеральном горизонте полное выщелачивание оснований и соединений железа. В результате в этом слое в конце концов остается только обесцвеченный кварцевый песок. Обесцвеченный горизонт столь же характерен для подзола, как и возникающий глубже из-за отложения соединений гуминовых кислот и соединений железа темно-коричневый или ржаво-красный горизонт обогащения, или ортштейновый слой. Образование подзолов и мерзлота почв одинаково влияют на развитие корневых систем растений; даже деревья используют здесь только самые верхние слои почвы и образуют корневые системы, расположенные лишь в горизонтальной плоскости. А это в свою очередь обуславливает редкое расположение деревьев в лесу, которое подчеркивается еще и тем, что здесь господствуют деревья с узкими кронами.

Все сказанное, естественно, влияет на структуру растительного покрова.

## Растительность бореальных хвойных лесов

**Виды древесных пород.** Никакая другая из растительных зон земного шара, для которых характерны леса, не бедна видами древесных пород настолько, насколько ими бедна зона бореальных хвойных лесов. В сущности, здесь древесный ярус образуют представители всего четырех родов хвойных деревьев: ели (*Picea*), сосны (*Pinus*), пихты (*Abies*) и лиственницы (*Larix*). Здесь, правда, растут мелко-лиственные древесные породы — береза (*Betula*), тополь (*Populus*), ольха (*Alnus*) и ива (*Salix*), но они играют несравненно меньшую роль. В отдельных частях зоны эти роды представлены разными, отчасти близкородственными видами. Иногда они образуют группы трудно различимых форм, и мнения систематиков о том, считать ли их видами, под-видами или только разновидностями, сильно расходятся. Смену одного вида другим, называемую географическим викаризом, поясняет приведенная выше таблица.

*Древесные породы бореальных хвойных лесов*



Ель сибирская  
*Picea obovata*



Ель канадская  
*Picea canadensis*



Ель черная  
*Picea mariana*



Лиственница  
сибирская  
*Larix sibirica*



Лиственница  
даурская  
*Larix dahurica*



Сосна  
сибирская  
*Pinus sibirica*



Лиственница  
европейская  
*Larix decidua*



Лиственница американская  
*Larix americana*



Пихта  
бальзамическая  
*Abies balsamea*







Тайга из сосны сибирской (кедровой) и лиственницы на севере Монголии.

Таковыми лесами заняты также большие территории на юге Сибири.

А теперь рассмотрим главнейшие растительные сообщества зоны бореальных хвойных лесов, причем ограничимся преимущественно территорией Евразии.

**Тайга.** В Советском Союзе бореальные хвойные леса называют тайгой. Этот термин вошел и в научную литературу, однако его обычно применяют только для обозначения бореальных хвойных лесов Евразии, но не соответствующих лесов Северной Америки, для наименования которых особого собирательного термина нет.

Основываясь главным образом на внешних признаках, различают следующие типы тайги: темнохвойную, светлохвойную, горную и болотистую. Обычно эти обозначения соединяют с названием господствующей древесной породы. Дальнейшее подразделение проводят, руководствуясь прежде всего особенностями яруса трав и кустарничков. При этом особое значение придают и преобладающим видам, так как многие исследователи отметили, что даже под пологом разных древесных пород состав яруса трав и кустарничков бывает очень сходным, вот почему иногда устанавливаются и параллельные типы растительных сообществ этого яруса. Но на вопрос,

повинны ли в этом методы исследования, то есть признание доминирующих видов в качестве главного критерия, или же проведение подразделения по всей совокупности видов невозможно, смогут дать ответ лишь будущие исследования.

Хотя бореальные хвойные леса флористически относительно бедны, подразделять их на типы подчас довольно сложно, поскольку на них могут оказать существенное влияние по крайней мере четыре группы по-разному сочетающихся факторов. Так, прослеживаются различия в содержании питательных веществ в почвах и различия в водном режиме в разных областях таежной зоны, расположенных как к северу или югу, так и к востоку или западу одна от другой. Различия в водном режиме обусловлены в первую очередь климатом.

**Темнохвойная еловая тайга.** Ели, а точнее, ель обыкновенная (*Picea abies*) в Северной Европе и ель сибирская (*P. obovata*) на северо-востоке европейской части Советского Союза и далее на восток, — основные древесные породы темнохвойной еловой тайги. Вместе с ними часто растут пихта сибирская (*Abies sibirica*) и сосна сибирская, или кедровая (*Pinus sibirica*, = *P. cembra* var. *sibirica*); обычна и примесь березы пушистой (*Betula pubescens*).

Еловые леса обнаруживают трехъярусное строение: ярус деревьев, часто скудный ярус трав и пышно развивающийся ярус мхов. Яруса кустарников нет. Островерхие ели с коническими кронами расположены сравнительно густо (если не принимать во внимание леса, растущие при неблагоприятных условиях), сомкнутость крон нередко достигает 70%, именно этим объясняется «темный» облик леса. Темнохвойная еловая тайга развивается на подзолистых почвах, в которых, однако, сравнительно много питательных веществ; такие почвы часто бывают глинистыми и хорошо увлажненными. Лучше всего еловые леса растут на хорошо дренированных, но способных удерживать воду местообитаниях.

Наиболее распространенная, «центральная» группа растительных сообществ еловой тайги — *ельники-зеленомошники*, в которых обильно развиваются гипновые мхи. Все разнообразные модификации таких ельников представляют собой наиболее высокоствольные, продуктивные, а вместе с тем и наиболее важные в хозяйственном отношении еловые леса.

Бросающееся в глаза слабое развитие яруса трав объясняется сильной конкуренцией со стороны корневых систем деревьев. Поэтому количество питательных веществ, приходящихся на долю травянистых растений, гораздо больше определяет со-

Характерные травянистые растения бореальных хвойных лесов





Брусника  
*Vaccinium vitis-idaea*



Неоттианта клубочковая  
*Neottianthe cucullata*

Линнея северная  
*Linnaea borealis*



Одноцветка  
одноцветковая  
*Monehes uniflora*

Ладьян трехнадрезный  
*Corallorhiza trifida*



Надбородник безлистный  
*Epipogium aphyllum*



Прострел раскрытый  
*Pulsatilla patens*

Баранец обыкновенный  
*Huperzia selago*



Калипсо луковичная  
*Calypso bulbosa*



Седмичник  
европейский  
*Trientalis  
europaea*



*Rhytidiadelphus triquetrus*

*Hylocomium splendens*

*Pleurozium schreberi*

*Dicranum undulatum*

*Dicranum scoparium*

*Ptilium crista-castrensis*

*Polytrichum commune*

став этого яруса, чем освещенность. В ярусе трав встречаются многие виды, которые растут и в хвойных лесах Центральной Европы, развивающихся в местообитаниях, плохо обеспеченных питательными веществами. Таковы представители вересковых и грушанковых — черника (*Vaccinium myrtillus*) и брусника (*V. vitis-idaea*), чье участие в составе растительного покрова зависит от качества почв и влажности, одноцветка одноцветковая (*Moneses uniflora*), рамишия однобокая (*Ramishia secunda*, = *Orthilia secunda*), виды грушанки (*Pyrola*) и подбельник обыкновенный (*Hypopitys monotropa*, = *Monotropa hypopitys*). В таких местообитаниях развиваются сапрофитные, а также микотрофные орхидные: надбородник безлистный (*Epipogium aphyllum*), гудьера ползучая (*Goodyera repens*), ладьян трехнадрезный (*Corallorhiza trifida*), тайник сердцевидный (*Listera cordata*), гнездовка настоящая (*Neottia nidus-avis*), неоттианта клобучковая (*Neottianthe cucullata*) и некоторые папоротники и плауны, например щитовник игольчатый (*Dryopteris carthusiana*, = *D. spinulosa*), голокучник Линнея (*Gymnocarpium dryopteris*), телиптерис буковый (*Thelypteris phegopteris*), баранец обыкновенный (*Huperzia selago*), плауны годичный и сплюснутый (*Lycopodium annotinum* и *L. complanatum*). Из представителей других семейств назовем линнею северную (*Linnaea borealis*), седмичник европейский (*Trientalis europaea*), кислицу обыкновенную (*Oxalis acetosella*), двулепестник альпийский (*Circaea alpina*), подмаренник трехцветковый (*Galium triflorum*), майник двулистный (*Majanthemum bifolium*) и ожику волосистую (*Luzula pilosa*). Некоторые из перечисленных видов растут не только в ельниках-зеленомошниках, но и в других лесных растительных сообществах зоны бореальных хвойных лесов.

В отличие от яруса трав ярус мхов в этих лесах развит очень хорошо; обычно он покрывает всю почву и часто может достигать высоты 30—40 см. Он составлен преимущественно крупными, иногда длиной 20—30 см гипновыми мхами, такими, как *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum* и др.

Там, где грунтовые воды находятся близко, и во время от времени заболачивающихся местах мощность слоя грубого (сырого) гумуса увеличивается и происходит образование торфа. Ели здесь уже не могут успешно развиваться. Когда же толщина мохового покрова достигает 80 см, в ярусе мхов наступает господство кукушкина льна (*Polytrichum commune*). Наличие таких ельников-долгомошников свидетельствует о начавшемся заболачивании леса, которое

Мхи бореальных хвойных лесов



приводит к развитию *сфагновых ельников*, встречающихся прежде всего на ровных, заболоченных территориях. Кроме уже названных полукустарничков (черника, брусника) здесь растут, причем лучше, чем в ельниках-долгомошниках, голубика (*Vaccinium uliginosum*), багульник болотный (*Ledum palustre*), болотный мирт обыкновенный (*Chamaedaphne calyculata*), вороника (*Empetrum nigrum*) и др.; в ярусе мхов доминируют торфяные, или сфагновые, мхи (виды *Sphagnum*). На таких местообитаниях ель развивается плохо, сомкнутость крон едва достигает 40—50%, а прирост древесины ничтожен. Даже 200-летние деревья иногда имеют стволы не более 14 см толщиной, достигая при этом высоты около 11 м! Все более усиливающееся торфообразование в конечном итоге приводит к такому обеднению местообитания питательными веществами, что в ярусе деревьев ель сменяется сосной — основной древесной породой сфагновых сосняков, характерных для лесных верховых болот.

Флористически гораздо богаче еловые леса, растущие на обеспеченных питательными веществами, особенно на содержащих известь почвах. В таких лесах с хорошо выраженным ярусом трав уже встречаются виды, характерные для зоны лиственных лесов. То же можно сказать и о самых южных еловых лесах, представляющих собой переходную ступень к лиственным лесам; в их состав входят липы, клены и вязы, а также кустарники.

Названным типам евроазиатских еловых лесов в бореальной Северной Америке соответствуют аналогичные типы. Но там из древесных пород господствует, а также имеет наибольшее хозяйственное значение ель канадская (*Picea canadensis*, = *P. glauca*); кроме нее относительно большое участие в формировании лесов принимает пихта бальзамическая (*Abies balsamea*).

**Светлохвойная сосновая тайга.** Сосновые леса, или боры, часто встречающиеся в Евразии, в отличие от еловых принято называть светлохвойными. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) очень неприхотлива, поэтому она может развиваться на песчаных и бедных почвах, причем как на очень сухих, так и на сырых. Этим объясняется ее способность занимать те территории, на которых другие хвойные древесные породы не находят условий для существования. Сосна нередко растет на месте выгоревших еловых лесов, где подчас на протяжении нескольких сотен лет образует промежуточную стадию развития леса, пока под ее пологом снова не вырастут ели. А так как за это время лес опять может выгореть, сосновые леса существуют очень долго. Значительная часть североевропейских сосновых боров возникла именно так.



Горная тайга из лиственницы даурской (*Lerix dahurica*) в горах Большого Хингана (Китай)

В классификации сосновых и еловых лесов много общего. *Боры-зеленомошники*, в которых обильно развиваются полукустарнички, также занимают «центральное» положение; при прогрессирующем заболачивании они сменяются *борами-долгомошниками*, которые в свою очередь уступают место *борам* (соснякам) *сфагновым*. Правда, древостой сосна образует лишь на таких лесных болотах, где мощность торфа не превышает 70—80 см. В этих случаях корни еще могут дорастать до подстилающего торф минерального грунта, и сосны растут

Лесное верховое болото с цветущим багульником (*Ledum palustre*)







#### Типы европейских болот.

1 — бугристые болота; 2 — болота аапа-типа; 3 — верховые болота; 4 — болота типа плаца; 5 — лесные верховые болота; 6 — горные болота.

сносно — их стволы достигают высоты 10—15 м. При большей толщине торфяных слоев сосна способна образовывать только уродливые карликовые формы; в результате лесное верховое болото становится безлесным.

Иного типа экстремальные условия для произрастания сосновых лесов связаны с маломощными почвами, покрывающими каменистые материнские горные породы, или с сильно оподзоленными, очень сухими песками. Здесь ограничивающим развитие растений фактором становится почвенная влага: конкуренция корневых систем сосен, растущих на значительных расстояниях одна от другой, оказывается столь острой, что почва бывает покрыта лишь кустистыми лишайниками, довольствующимися влагой атмосферы. Речь идет в первую очередь о таких лишайниках, как «олений мох» (*Cladonia rangiferina*), «исландский мох» (*Cetraria islandica*), и других многочисленных видах рода *Cladonia* (кустистые лишайники). В таких лишайниковых сосняках, или так называемых сосняках-беломошниках, даже подрост сосны может появиться только на месте отмершего дерева, то есть там, где ему не грозит конкуренция.

В Северной Америке сосны играют значительно меньшую роль. И хотя сосна Банкса (*Pinus banksiana*) экологически во многом близка сосне обыкновенной, все же этот вид менее конкурентоспособен и поэтому распространен только на песчаных или на очень маломощных почвах.

**Светлохвойная лиственничная тайга.** В бореальной Евразии лиственничные леса покрывают огромные пространства. Только в Сибири они занимают около 2,5 млн. км<sup>2</sup>, иными словами, примерно четверть площади всей Европы. Лиственничная тайга господствует, прежде всего, к востоку от Енисея. Основная из входящих в ее состав древесных пород — лиственница даурская (*Larix dahurica*) — обладает горизонтально разрастающейся корневой системой. Эта система особенно хорошо приспособлена к существованию в местообитаниях, для почв которых характерна многолетняя мерзлота; там глубина их оттаивания летом редко превышает 1,5 м, а часто составляет всего 25—30 см. В зависимости от особенностей местообитаний лиственничную тайгу тоже подразделяют на ряд типов, в которых почти повсеместно большую роль играют кустарнички — представители семейства вересковых.

На глинистых и богатых известью карбонатных почвах широко распространены лиственничные леса с брусничкой (лиственничники-брусничники). И хотя



здесь некоторые лиственницы достигают более чем 20-метровой высоты, а сомкнутость крон бывает 50—80 %, света все же хватает для развития обильного подлеска, который состоит преимущественно из можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica*), шиповника иглистого (*Rosa acicularis*) и других видов. Среди кустарников часто встречается вьющийся княжик сибирский (*Atragene sibirica*, = *Clematis sibirica*), а в ярусе трав и кустарничков нередко преобладает брусника. Здесь растут также толокнянка обыкновенная (*Arctostaphylos uva-ursi*), прострел раскрытый (*Pulsatilla patens*), плауны и другие растения.

Большие площади занимают также *сырые лиственничные леса*, произрастающие на сильно оподзоленных песчаных, хорошо увлажненных почвах. Под очень редкостойным ярусом деревьев, плотность которого достигает иногда 50 %, а часто 30 % и менее, господствуют полукустарнички: багульник болотный (*Ledum palustre*) либо голубика (*Vaccinium uliginosum*), развивающиеся на плотном покрове из мхов.

При прогрессирующем заболачивании, как это бывает в первую очередь на плоских водоразделах, сырые лиственничные леса становятся *мохово-кустарничковыми* или *сфагновыми лиственничниками*. Здесь многолетнемерзлой оказывается сама толща торфяно-мохового покрова, часто уже на глубине 30 см. Стоящие далеко одна от другой лиственницы даже в 300—400-летнем возрасте достигают всего 5—8-метровой высоты, а их стволы не превышают толщины 10 см. Долговечность растущих здесь лиственниц объясняется их способностью образовывать придаточные корни на стволах, благодаря чему они могут жить на нарастающих в высоту болотах. В подлеске встречаются березы — тощая и кустарниковая (*Betula exilis* и *B. fruticosa*), рододендрон мелколистный (*Rhododendron parvifolium*, = *R. parviflorum*), арктоус альпийский (*Arctous alpina*, = *Arctostaphylos alpina*), клюква (*Oxycoccus quadripetalus*, = *Vaccinium oxycoccos*), пушица (*Eriophorum*) и др.

## Растительность болот зоны бореальных хвойных лесов

В зоне бореальных хвойных лесов болота распространены очень широко и в значительной мере определяют ландшафты. Например, в Финляндии на долю болот приходится 30 % всей территории страны. Западносибирская низменность в бассейнах притоков Оби и Иртыша почти целиком покрыта болотами; одно лишь самое крупное болото этого региона в Васюганье занимает примерно 54 000 км<sup>2</sup> — площадь, равную половине территории ГДР! В северной части Северной Америки такую же область представляет собой низменность Гудзонова залива, сход-

ные условия существуют на Камчатке, Аляске и Лабрадоре.

Образованию болот в бореальной зоне способствуют многие факторы. К их числу в первую очередь относится гумидный климат, при котором влаги в виде осадков поступает больше, чем испаряется, и поэтому вода находится в избытке. Другой фактор — большая распространенность бедных питательными веществами и кислых почв, в которых ортштейновый слой не пропускает воду. Немалую роль играют многолетнемерзлый грунт и, наконец, рельеф местности. Огромные области представлены здесь равнинами, и, естественно, грунтовые воды залегают близко к поверхности. Лесные пожары тоже способствуют заболачиванию.

Микроклимат болот во многом отличается от микроклимата окружающих болота территорий. Днем болота испаряют влаги больше, чем открытые водные поверхности. Поэтому поверхность болота, пока она остается влажной, нагревается меньше, чем поверхность примыкающих к болоту участков. Но когда верхний слой мхов высыхает, поверхность болота сильно нагревается, в то время как из-за низкой теплопроводности торфа уже на глубине 10—12 см температуры оказываются более низкими, и это различие может достигать 20°С. Ночью болота тоже значительно холоднее, чем окружающие их местности. Весной здесь заморозки длятся дольше, а осенью наступают раньше. Следовательно, микроклимат болот явно континентальный. Не удивительно, что элементы бореальной флоры и даже реликты ледникового периода могут встречаться на болотах, находящихся и в Центральной Европе.

Большую часть бореальных болот, в зависимости от происхождения питающей их воды, относят к одному из двух типов: топогенному (грунтового питания) или омброгенному (атмосферного питания).

**Топогенные осоково-гипновые болота.** Топогенные болота связаны с грунтовыми водами и поэтому занимают наиболее низко расположенные элементы рельефа местности. Они встречаются в низинах и долинах. Из-за того что питающие их воды содержат разные количества питательных веществ, растительный покров топогенных болот бывает весьма различным. Если воды богаты известью, то возникают базифильные или нейтрофильные осоково-гипновые болота с флористически довольно богатым растительным покровом. В его состав входят главным образом мелкие осоки, например осоки плетевидная (*Carex chordorrhiza*), шершавоплодная (*C. lasiocarpa*) и двутычинковая (*C. diandra*), пушица тонкая (*Eriophorum gracile*), вейник незамечаемый (*Calamagrostis neglecta*, = *C. stricta*), вахта трехлистная (*Menyanthes*



*trifoliata*), сабельник болотный (*Comarum palustre*) и другие, а также гипновые мхи, часто имеющие своеобразную желто-коричневую окраску (отсюда название «бурые» мхи), например виды рода *Drepanocladus*, *Paludella squarrosa*, *Scorpidium scorpioides*, *Meesea triquetra*, *Camptopodium stellatum*, *Cratoneuron*, *Camptothecium*, *Calliergon* и др. Нередко на таких болотах развиваются береза низкая (*Betula humilis*) и разные ивы.

Если же грунтовые воды бедны питательными веществами, то образуются сфагновые болота, мало отличающиеся от настоящих сфагновых болот и со временем часто превращающиеся в них.

**Омброгенные верховые сфагновые болота.** Омброгенные болота получают воду только из атмосферных осадков и поэтому крайне бедны питательными веществами. Как уже отмечалось на стр. 220, при образовании верховых болот главнейшую роль играют сфагновые мхи (виды рода *Sphagnum*). Поскольку у них в течение длительного времени нарастают только верхние части, а нижние отмирают и превращаются в торф, болото все время нарастает вверх и наиболее высоким бывает в центре. Так возникают типичные выпуклые, словно часовое стекло, верховые болота. К краям поверхность болота относи-

Обычные растения бореальных болот

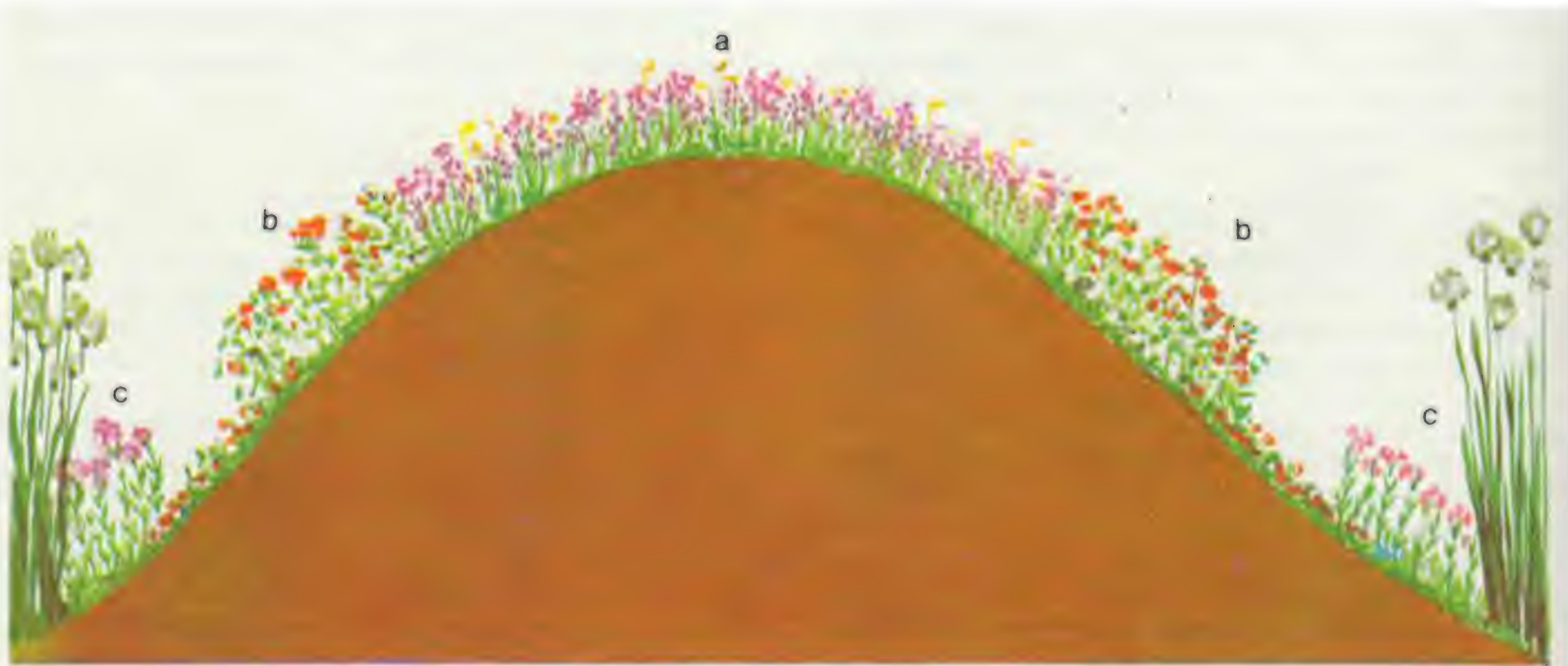
тельно круто понижается, и сфагновое болото сменяется здесь краевым топким болотом, богатым питательными веществами, которое называют лаггом.

Обычно поверхность верхового болота неровная; она представляет собой мозаичное сочетание небольших возвышений — бугров, или кочек, между которыми находятся сырые, ниже расположенные участки — мочажины. Это обусловлено тем, что разные виды сфагновых мхов развиваются при разном увлажнении. В мочажинах растут такие виды сфагнов, как *Sphagnum recurvum* или *Sph. cuspidatum*, нуждающиеся в длительном увлажнении, тогда как виды, способные переносить временное высыхание, например *Sph. magellanicum* или *Sph. fuscum*, слагают бугры.

Цветковых растений на омброгенных верховых болотах мало. В мочажинах растут прежде всего шейхцерия болотная (*Scheuchzeria palustris*), осока топяная (*Carex limosa*) или пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*), а бугры заселены растениями, нередко тоже располагающимися в определенном порядке (снизу вверх): росянкой (*Drosera*), клюквой (*Oxycoccus quadripetalus*), подбелом дубровником (*Andromeda polifolia*) и, наконец, такими полукустарничками, как голубика (*Vaccinium uliginosum*), шикша черная (*Empetrum nigrum*), болотный мирт обыкновенный (*Chamaedaphne calyculata*) и даже брусника и черника (*Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*). Вершина бугра может быть настолько сухой, что здесь сфагновые мхи уступают место политриху-

Схема размещения растений на бугре и в мочажинах верхового болота (по Schmidt)

a — вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*) и политрихум сжатый (*Polytrichum strictum*); b — сфагновый мох с брусникой (*Vaccinium vitis-idaea*), ниже — с клюквой (*Oxycoccus quadripetalus*); c — сфагновый мох с подбелом дубровником (*Andromeda polifolia*) и пушицей влагалищной (*Eriophorum vaginatum*).





Шейхцерия болотная  
*Scheuchzeria palustris*

Болотный мирт  
обыкновенный  
*Chamaedaphne  
calyculata*

Осока топяная  
*Carex limosa*

Клюква  
четырёх-  
лепестная  
*Oxycoccus  
quadripetalus*

Багульник  
болотный  
*Ledum palustre*

Голубика  
*Vaccinium uliginosum*

Саррацения пурпурная  
*Sarracenia purpurea*

*Sphagnum recurvum*

Подбел дубровник  
*Adromeda polifolia*

*Sphagnum  
magellanicum*

Морошка  
*Rubus chamaemorus*

*Sphagnum fuscum*

РосЯнка  
круглолистная  
*Drosera rotundifolia*



му сжато́му (*Polytrichum strictum*) или даже лишайникам; при этом бугор перестает нарастать. На сухих буграх нередко растут сосны или березы, правда низкорослые; если бугор снова начинает нарастать, они погибают.

Как сырые, безлесные верховые болота (торфяники), так и болотные растительные сообщества, богатые полукустарничками, очень широко распространены в Северо-Восточной Европе и Западной Сибири. В Восточной Сибири такие болота встречаются реже, ибо там слишком мало осадков. В Северной Америке можно видеть примерно такие же растительные сообщества, но их флористический состав отчасти иной (явление географического викаризма). Из растений североамериканских омброгенных верховых болот упомянем лишь «насекомоядную» саррацению пурпурную (*Sarracenia purpurea*) с очень своеобразными листьями (см. рисунок на стр. 247).

На очень широко распространенных в Евразии и Северной Америке лесных болотах мы уже останавливались выше.

**Болота аапа-типа.** Главным образом в Скандинавии, но и в субарктической Северной Америке господствует другой тип болот — так называемые болота аапа-типа. Они развиваются на слабо наклонных (иногда наклон этот едва заметен) территориях, на не пропускающих воду или многолетнемерзлых субстратах и состоят из слегка возвышающихся, протянувшихся поперек склона длинных гряд: между грядами находятся понижения, которые нередко тянутся на сотни метров. Поэтому болота аапа-типа представляют собой своеобразную систему террас. Эти непроходимые понижения, называемые в Финляндии «римпи», а в Швеции — «фларки», очень топкие, заполненные водой; в них растут главным образом осоки (*Carex*), пушицы (*Eriophorum*), вахта (*Menyanthes*) и бурые мхи. Растительный покров гряд примерно соответствует покрову верховых болот. Образованию гряд способствуют находящийся в почве лед, который в этих местах сохраняется до середины лета, а также давление сбоку, оказываемое льдом, покрывающим «римпи».



# Арктическая зона тундр

Севернее пояса бореальных хвойных лесов простирается царство тундры. Этот термин ведет свое происхождение от финского слова «tunturi», что означает «плоский безлесный холм». И действительно, отсутствие деревьев — самая яркая, бросающаяся в глаза особенность тундр. Но к арктической тундровой зоне относят не только области, занятые собственно тундрой, а и области, переходные к хвойным лесам, то есть лесотундру. Таким образом, арктическая граница распространения деревьев проходит часто внутри этой зоны.

Тундры широко распространены как в Евразии, так и в Северной Америке. Почти непрерывным поясом они простираются по самым северным территориям материков вокруг Северного полюса, иными словами, распространены циркумполярно. Площади, занимаемые тундрами, значительно больше, чем обычно принято считать. Лишь в Евразии на их долю (включая лесотундру) приходится примерно 3,25 млн. км<sup>2</sup>, из которых подавляющая часть расположена в Советском Союзе. В СССР тундры, занимающие 14,7% территории страны, оказываются второй по площади — вслед за бореальными хвойными лесами — зоной растительности! В Северной Америке тундрами тоже заняты огромные пространства.

По горным хребтам тундра — в виде горной лесотундры и горной тундры — местами заходит далеко на юг. Особенно большие площади заняты этими растительными сообществами в Средней и Северо-Восточной Сибири (см. карту на стр. 90—91). В южном же полушарии сообщества типа тундр столь хорошо не развиты.

**Климат.** Со словом «Арктика» обычно произвольно связывается представление о сильных холодах, дискомфорте и отсутствии необходимых для жизни условий. Но посмотрим, что об этом говорят климатодиаграммы. Выберем диаграммы, характеризующие климат типичной тундровой метеостанции Сосновец, находящейся на широте Полярного круга на востоке Кольского полуострова, поселка Тикси, лежащего у устья Лены в континентальной Северной Сибири, и Честерфилда, расположенному на берегу

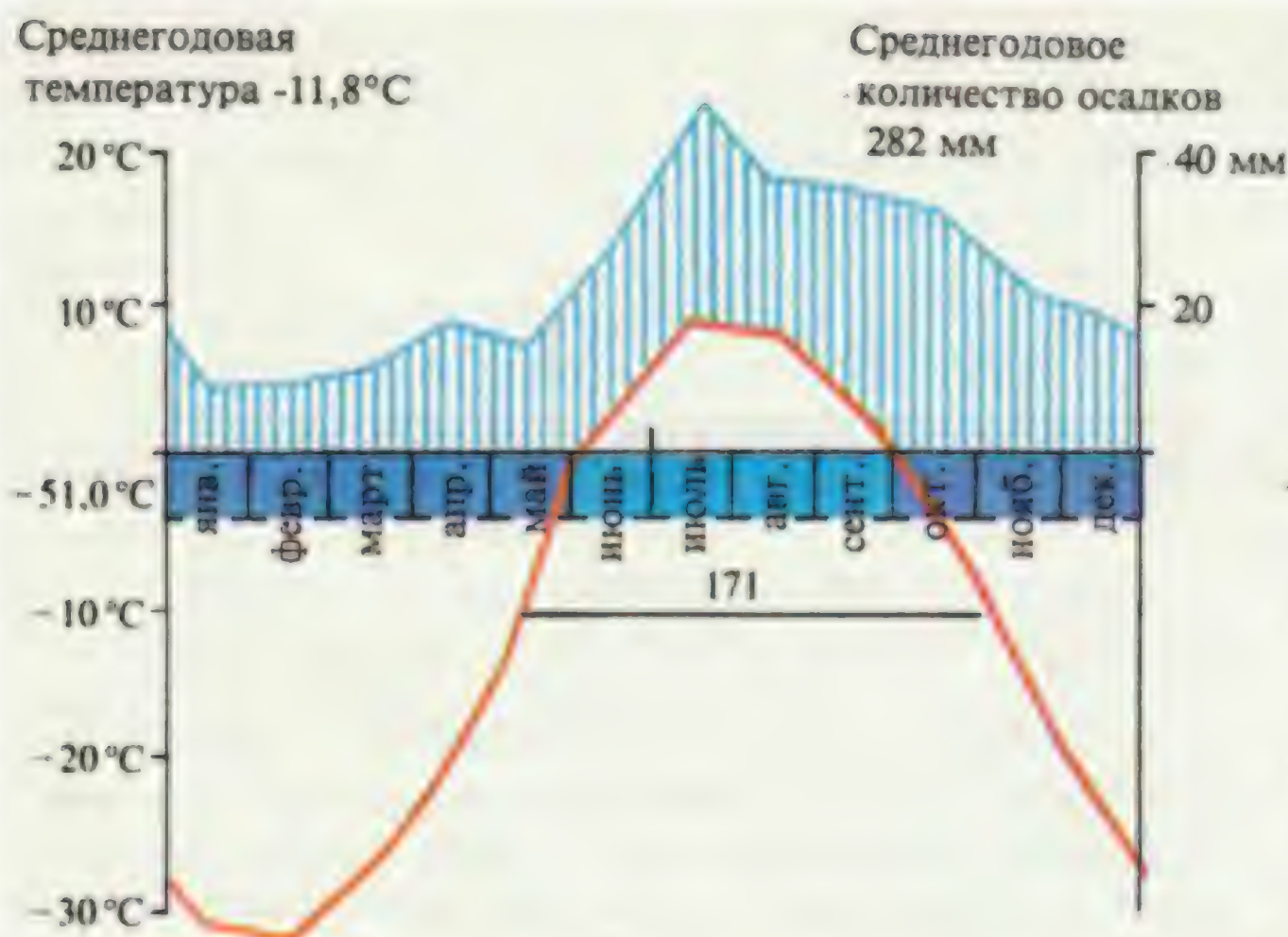
Гудзонова залива в Северной Америке. Беглого взгляда на ход температурных кривых достаточно, чтобы убедиться, что лето здесь очень прохладное и короткое. Это одна из существеннейших черт климата арктической зоны. Среднемесячные летние температуры лишь изредка превышают 10°C; чаще они не достигают этой отметки, но никогда не опускаются ниже 0°C. Области, где средняя температура самого теплого месяца оказывается близкой к 0°C или чуть выше, следует отнести к полярным холодным пустыням.

Однако существование растений ограничивают не столько сами температуры, сколько продолжительность их действия. В тундровой зоне вегетационный период крайне мал. В южных тундрах он составляет 3—3,5 мес: с июня по сентябрь. Но в большинстве тундр вегетационный период и того меньше, 2—2,5 мес, а на границе с холодными пустынями не более 1,5 мес. Безморозного времени в тундрах практически нет; даже летом случаются заморозки.

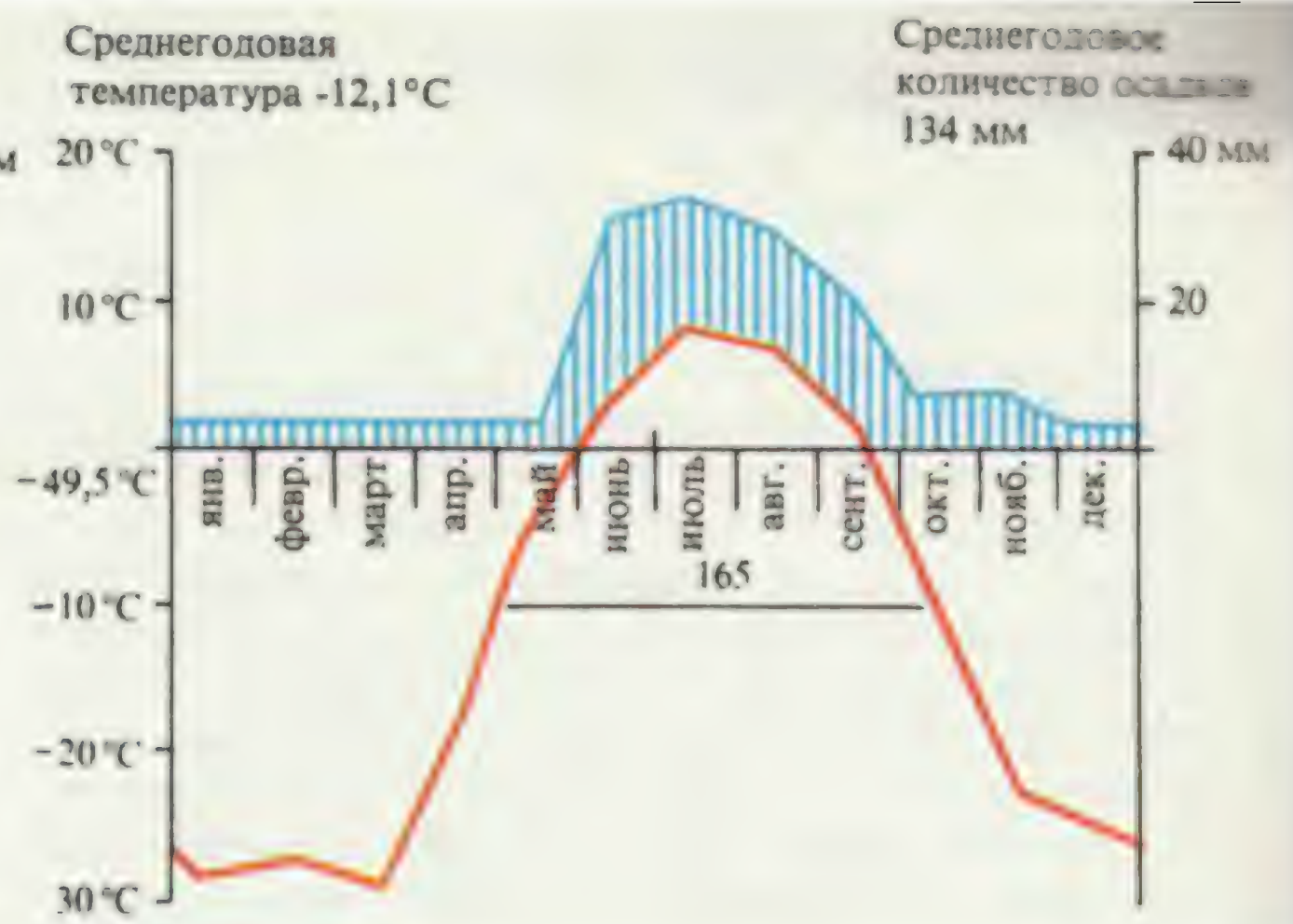
Вторая отличительная особенность тундровой зоны — повсеместно малое количество осадков. Редко в течение года их выпадает более 300 мм, а то и 200—150 мм. Соответственно снежный покров также не велик — его толщина составляет всего 10—50 см, и снег часто не может защитить растения. К тому же нередкие бури сдувают снег. Вот почему для арктических растений очень важно действие ветра. С недостатком снега связано и наличие многолетнемерзлых грунтов, а с ним в свою очередь — подвижность почвы (солифлюкция), явление, широко распространенное в тундре.

Еще один фактор, важный для роста растений, а именно продолжительность светового дня, климатодиаграммы вообще не отражают. Летом здесь господствует всем известный полярный день, который почти не прерывается даже сумерками; в это время суточные колебания температур небольшие, что имеет решающее значение для создания растениями органических веществ. Из-за того что солнце стоит низко над горизонтом, облучение незначительное, но благодаря непрерывному фотосинтезу его все же достаточно, чтобы растения могли создать необходимый запас веществ.





Честерфилд /4 м/, Канада

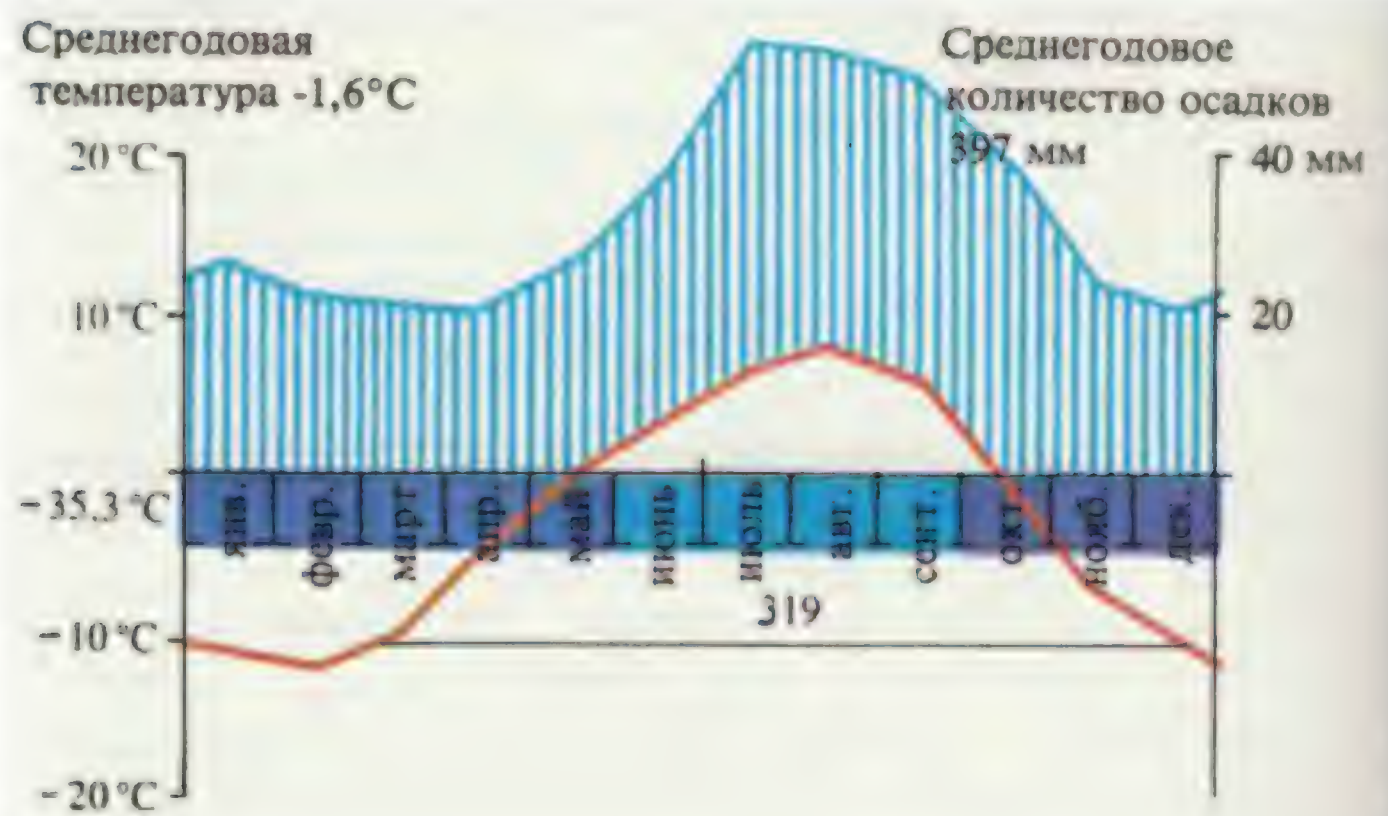


Тикси /7 м/, СССР

## Растительность арктической тундры

Хотя тундровая зона и раскинулась на огромных пространствах, видовое разнообразие ее флоры очень невелико. В отдельных областях число видов покрытосеменных растений едва достигает 200—300, а в арктических холодных пустынях часто бывает менее 100 и даже не более 50. Никакая другая зона растительности не характеризуется таким единообразием флоры и растительных сообществ. Это объясняется, очевидно, тем, что в зимнее время плоды и семена тундровых растений хорошо разносятся ветром по поверхности снежного или ледяного покрова. Таким образом, они легко могут быть перенесены даже через замерзшие участки морей. Различия в растительном покрове тундр обусловлены в основном причинами двух разных категорий: во-первых, общим снижением (в направлении с юга на север) средних температур, а также разной продолжительностью вегетационного периода и, во-вторых, сравнительно недавним или более древним заселением растениями тех или иных территорий. Те области современных тундр, которые в ледниковый период были покрыты материковым льдом и смогли быть заселены растениями лишь после отступления ледника, например север Европы или восточная часть Северной Америки, флористически гораздо беднее Восточной Сибири или Аляски, которые в плейстоцене были свободными от ледника (см. карту на стр. 68—69).

Конечно, говоря о «единообразии» тундровой зоны, мы имели в виду прежде всего сравнение ее с



Сосновец /18 м/, СССР

*Климатические диаграммы зоны арктических тундр Северной Америки, Азии и Европы*

другими зонами растительности. Разумеется, и тундра обнаруживает разнообразную дифференцировку, о чем речь пойдет дальше. В общем это будет как бы описание профиля, проведенного через тундровую зону с юга на север.

**Лесотундра.** Сомкнутые бореальные хвойные леса у северной границы их распространения обычно постепенно, но неуклонно становятся более редкостойными. Появляются безлесные участки; к северу их бывает все больше. Низкие, нередко уродливые деревья отстоят одно от другого на 10 м и более.





Между ними растут кустарнички, карликовые березы, низкие ивы и другие растения. Наконец остаются лишь отдельные островки леса, но и те сохраняются преимущественно в защищенных от ветра местах, главным образом в речных долинах. Эта пограничная между лесом и тундрой полоса и есть лесотундра, во многих местах простирающаяся в виде сравнительно узкой зоны, но нередко местами ее поперечник (с севера на юг) достигает сотен километров. Лесотундра — типичная переходная полоса между лесом и тундрой, и часто очень трудно, а то и вовсе невозможно провести четкую границу между двумя зонами.

Впечатление, которое производит на путешественника лесотундра северной Якутии, образно описал русский этнограф В. Л. Серошевский:

«Лес этот жалок. Преждевременно состарившийся, покрытый бородами лишайниками, с жидкой, желтоватой зеленью на немногочисленных живых побегах, с высохшими, часто обломанными верхушками, он тянется широкой, редкой, траурной каймой вдоль всей северной опушки лесов. Деревья хворые,

Северная полярная граница распространения деревьев, образованная разными видами древесных пород.

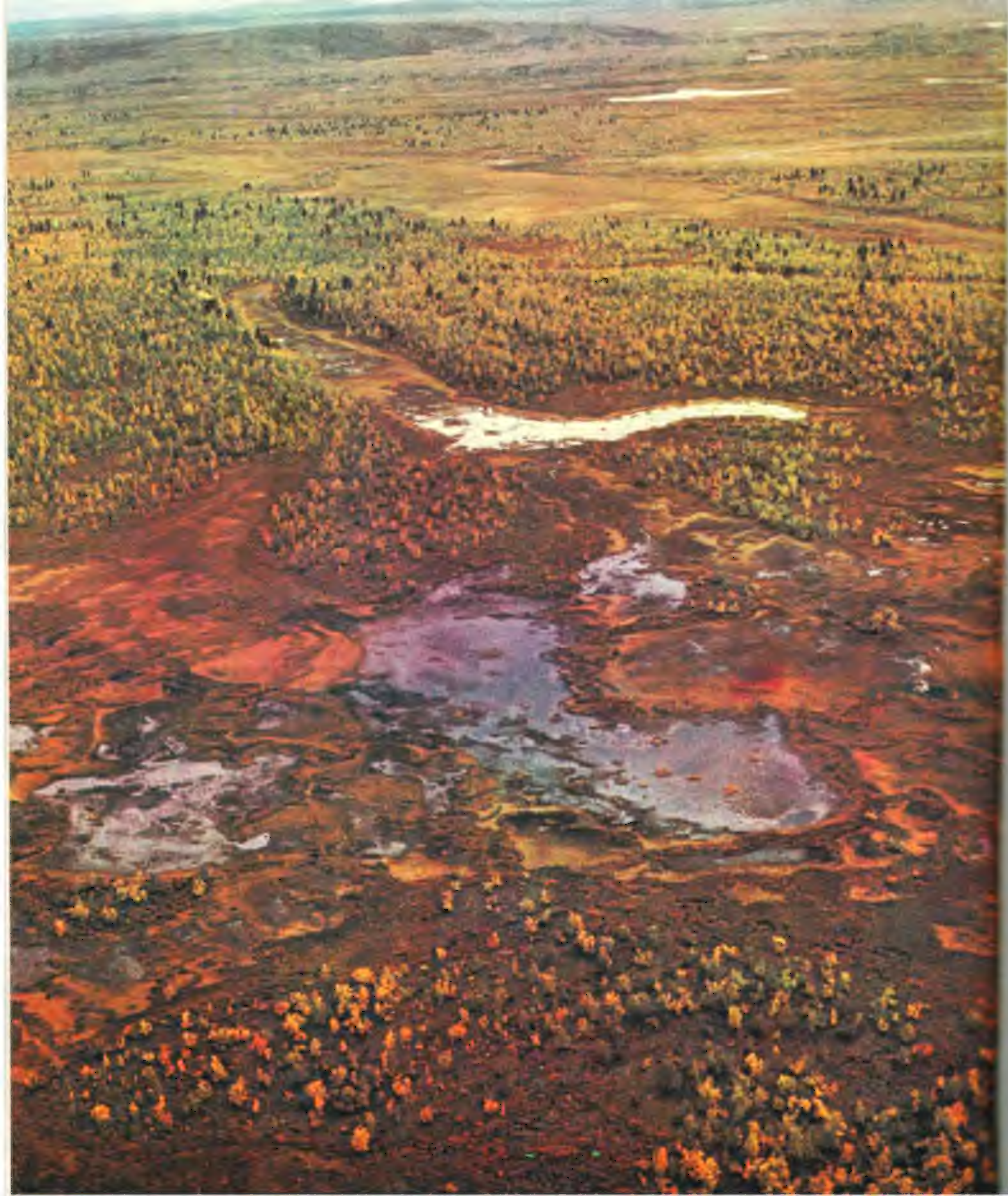
1 — береза извилистая (*Betula tortuosa*); 2 — береза каменная (*B. ermani*); 3 — ель сибирская (*Picea obovata*); 4 — лиственница сибирская (*Larix sibirica*); 5 — лиственница даурская (*L. dahurica*); 6 — ели канадская и черная (*Picea canadensis* и *P. mariana*).

уродливые, от 2 до 3 саженей высоты и от 4 до 6 дюймов в диаметре, покрыты массой бородавок, сучков, ветвей, засохших однолетних побегов, торчащих вдоль ствола, точно шипы. Зелени на них чрезвычайно мало. Они совсем почти не дают ни тени, ни защиты; в таком лесу всюду видишь над собой небо, а кругом прогалины»<sup>1</sup>.

**Полярная граница распространения деревьев.** Северная граница лесотундры совпадает с полярной границей распространения деревьев. В природе эта граница отнюдь не представляет собой плавную линию.

<sup>1</sup> Серошевский В. Л. Якуты, т. 1. — Спб.: 1896, с. 55.







Вид сибирской лесотундры с вертолета.

Лес здесь развивается только вдоль рек; на ровных пространствах между ними господствует тундра.

И если по речным долинам и по склонам гор она отклоняется далеко на север, то на плоских водоразделах она отходит далеко на юг. Поэтому ее широтное положение очень различно. Самая северная точка находится в Сибири за  $72^{\circ}$  с. ш. вблизи устья Хатанги и в нижнем течении Лены, а самые южные точки — на восточном побережье Лабрадора (примерно на  $53,5^{\circ}$  с. ш.) и на южном берегу Гудзонова залива (примерно на  $54^{\circ}$  с. ш.), то есть почти на той же широте, на которой расположен Росток (см. рисунок на стр. 251)! Кроме того, границу распространения деревьев в различных регионах определяют разные виды древесных пород: в Скандинавии — прежде всего береза извилистая (*Betula tortuosa*) и местами сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), от Белого моря до Урала — ель сибирская (*Picea obovata*); начиная с Печоры к ели присоединяется лиственница сибирская (*Larix sibirica*), которая по другую сторону Урала до Енисея одна определяет эту границу; далее на восток сибирскую лиственницу сменяет даурская (*L. dahurica*). На Камчатке эту границу определяет береза каменная (*Betula ertmani*), а в Северной Америке — чаще всего ель канадская (*Picea canadensis*, = *P. glauca*), а также ель черная (*P. mariana*) и лиственница американская (*L. americana*, = *L. laricina*).

Вопрос о том, какие факторы определяют северную границу распространения леса и отдельных деревьев, обсуждался многократно, но до сих пор на него нет исчерпывающего ответа. Несомненно, главную роль играют уже отмеченные выше особенности климата. Однако нельзя объяснять положение этой границы только климатическими условиями. Не менее важны и экологические причины — весьма многообразные и различные на разных территориях и для разных видов деревьев. У хвойных пород, например, в течение короткого лета хвоя не успевает полностью развиться: она засыхает и вымерзает, если нет защищающего ее снежного покрова. Большое количество снега ветер приносит прежде всего в речные долины, поэтому здесь деревья сохраняются лучше, чем в других местах. Существенно и то, что в этих районах затруднено возобновление древесных пород. Очень редко, иногда раз в столетие, деревья образуют семена, способные прорасти; к тому же семена чаще всего переносятся ветром в места, где нет условий для прорастания. Только в тех случаях, когда два года подряд вегетационные периоды оказываются особенно благоприятными (теплыми), семена могут прорасти. Возобновление происходит прежде всего вокруг старых древостоев. Последую-



Кустарничковая тундра в Лапландии

щий рост идет крайне медленно, как, впрочем, и у всех тундровых растений; часто прирост не составляет и 1—2 см в год. Едва ли нужно подчеркивать, что заготовка древесины в таких пограничных местобитаниях сказывается на состоянии растительного покрова очень долго.

Но наблюдаются и естественные сдвиги границы распространения леса и отдельных деревьев. Так, например, в Северо-Восточной Европе в течение теплого послеледникового времени леса росли значительно севернее, чем теперь. И в недавнем прошлом, каких-нибудь несколько десятилетий назад, в некоторых районах произошли сдвиги границы распространения лесов, не обусловленные деятельностью человека. Например, на Аляске выявлено продвижение леса на север, а в нижнем течении Макензи и особенно на Лабрадоре — отступление на юг.

**Кустарничковая тундра.** Рассказывая о территориях, примыкающих к лесотундре с севера, приведем образное описание ненецкой тундры, данное в 1837 г. А. Г. Шренком, который, по-видимому, одним из первых посетил этот край северо-востока европейской части России: «Повсюду вокруг, куда ни помотришь, раскинулась тундра. Она беспредельна, словно морская гладь, и теряется в голубеющей туманной дали, где там и сям едва заметная волнистая



Ива сетчатая  
*Salix reticulata*



Диапензия  
лапландская  
*Diapensia  
lapponica*

Кассиопея  
четырёхгранная  
*Cassiope tetragona*



Арктоус альпийский  
*Arctous alpina*



Филлодоце голубая  
*Phyllodoce coerulea*



«Исландский мох»  
*Cetraria islandica*



Дриада восьмилепестная  
*Dryas octopetala*



Камнеломка  
снежная  
*Saxifraga  
nivalis*



*Rhacomitrium  
lanuginosum*



Цетрария клобучковая  
*Cetraria cucullata*



Княженика  
*Rubus arcticus*



Цетрария снежная  
*Cetraria nivalis*



«Олений мох»  
*Cladonia  
rangiferina*



*Tomenthypnum  
nitens*



линия, сливающаяся с бледной каймой небосвода, выдает присутствие гряды холмов — важных для самоедов<sup>1</sup> ориентиров в этом тундровом океане. Растительный покров образуют береза карликовая (*Betula nana*) и заросли ив, таких, как *Salix arbuscula* (ива древовидная), *S. lapponum* (ива лапландская), затем *Andromeda polifolia* (подбел дубровник), *Ledum palustre* (багульник болотный), *Vaccinium uliginosum* (голубика) и *V. vitis-idaea* (брусника), последняя — очень мелкая и распростертая по поверхности, *Empetrum nigrum* (шикша черная), *Rubus chamaemorus* и *R. arcticus* (морозка и княженика), затем вездесущие мхи и лишайники, покрывающие почву... Атмосферная влага удерживается в рассеянных тут и там едва заметных углублениях под сфагновыми мхами или сливается в небольшие озера. Мягкие мхи не образуют здесь обманчиво колеблющегося покрова, поскольку не бывают отделены от твердого основания — никогда не оттаивающего грунта, находящегося на глубине в несколько вершков от поверхности.

(27 августа). При ясном небе и довольно сильном западном ветре исчезли последние следы снега. Тундра тем временем уже приобрела совершенно осенний, пестрый облик: карликовые березы оделись в красный наряд; участки, поросшие кустарниковыми ивами, пожелтели, а сами ивы потеряли листву; сухие склоны холмов, поросшие арктоусом альпийским (*Arctous alpina*, = *Arctostaphylos alpina*), стали светло-пурпурными, резко контрастирующими с желто-зеленым общим фоном; местами еще раскрылись запоздавшие цветки синюхи голубой (*Polemonium coeruleum*), гвоздики ползучей (*Dianthus repens*, = *D. dentosus*), сосюреи альпийской (*Saussurea alpina*), пижмы дваждыперистой (*Tanacetum bipinnatum*, = *Chrysanthemum bipinnatum*) и т. п.».

Это описание характеризует тот тип тундр, который широко распространен к северу от лесотундры, а именно кустарничковую тундру. Большинство из названных выше видов, образующих здесь растительный покров, растет обычно также в лесотундре и в большей части тайги (мы уже упоминали о них, когда речь шла об этих растительных сообществах). Однако в кустарничковой тундре значительно обильнее представлены береза карликовая (*Betula nana*; в Восточной Сибири береза тощая — *B. exilis*), а также разные виды ив, которые могут покрывать очень большие площади. Местами доминируют относящиеся к семейству вересковых филлодоце голубая

(*Phyllodoce coerulea*), кассиопея четырехгранная (*Cassiope tetragona*) и родственная им диапензия лапландская (*Diapensia lapponica*). Среди перечисленных кустарничков растут многие мхи и лишайники, главным образом представители родов *Cladonia* и *Cetraria*.

В Северной Америке кустарничковые тундры, образованные преимущественно растениями из порядка верескоцветных, также определяют ландшафты больших пространств. Здесь, прежде всего в южных районах, распространены тундры, где господствуют шикша и арктоус, а на участках, зимой обильно покрытых снегом, — кассиопея. Последняя образует покров высотой всего 10—15 см; на подходящих местах такие «пустоши» могут встречаться даже в высоких широтах Арктики. Но их видовой состав обычно во многом схож с таковым евросибирских кустарничковых тундр.

В Восточной Сибири кустарничковая тундра сменяется кочкарной, в состав которой наряду с лишайниками входят пушицы (*Eriophorum*) и осока блестящая (*Carex lugens*). Нередко вместе с ними растут также образующие низкие заросли береза Миддендорфа (*Betula middendorffii*) и кедровый стланик (*Pinus pumila*).

**Бугристая тундра.** Во многих евросибирских и североамериканских кустарничковых тундрах, а также в лесотундре можно видеть образование куполообразных торфяных бугров. Эти бугры достигают 10—20 м в поперечнике, а в высоту — 4 м, иногда даже 7 м; они имеют также вид продолговатых валов, возвышающихся над окружающей местностью на 1—1,5 м (рисунок на стр. 256). Если буграми заняты значительные площади, то в этих случаях говорят о бугристой тундре.

Возникновение бугров связано с наличием многолетнемерзлых грунтов. Бугор начинает образовываться в тех местах, где на небольшом возвышении торфянистой почвы зимой мало снега; в результате промерзания здесь идет глубже и быстрее. Образуются ледяные линзы, которые, разрастаясь, приподнимают находящийся над ними торф. Если летом стает не весь лед, то следующей зимой оставшийся бугор выпятится еще больше, и процесс будет продолжаться. Когда бугры достигают определенной высоты, их вершины настолько высыхают, что на них появляются трещины. Зимой эти уже свободные от снега части бугров подвергаются выветриванию и постепенно разрушаются.

У оснований бугров (летом они несколько понижаются) часто образуются сырые или заполненные водой углубления, в которых особенно пышно разрастаются карликовые березы, пушицы и осоки (*Carex rariflora*, *C. rotundata*). Внизу бугры нередко покрыты морозкой (*Rubus chamaemorus*) и другими

<sup>1</sup> Самоедами прежде называли саамов, позднее ненцев, энцев, наганасан и селькупов; современное название этих народов — самодийцы.



растениями, которые во время цветения обрамляют возвышения, словно клумба. Летом южные склоны бугров прогреваются значительно сильнее, чем прилегающие к ним горизонтально расположенные участки. Так, при температуре воздуха  $8^{\circ}\text{C}$  в зарослях кустарничков на таких склонах отмечались температуры  $25$  и даже  $30^{\circ}\text{C}$ , хотя под зарослями на глубине в несколько сантиметров почва была замерзшей. Поэтому склоны южной экспозиции, к тому же защищенные от ветра, которые встречаются в Арктике до высоких широт, иногда можно сравнить с маленькими цветниками.

По всей тундровой зоне кустарничковые тундры занимают относительно теплые территории и в пределах зоны заходят наиболее далеко на юг. Другие тундры, например моховая, пятнистая, лишайниковая и т. д., в основном господствуют севернее кустарничковых, и поэтому их часто объединяют под общим названием — арктическая тундра. Однако они не обнаруживают четкого зонального расположения, так как на развитие растительного покрова здесь очень сильно влияют, например, характер субстрата, а еще больше — различия в рельефе местности.

**Моховая тундра.** На относительно низко расположенных влажных участках или в низинах широко разрастаются сообщества мхов. Местами преобладают оливково-зеленые, шелковистые ковры из *Racomitrium lanuginosum*, а также из *Tomenthypnum nitens* или из представителей родов *Dicranum*, *Aulacomnium* и *Drepanocladus*. Цветковые растения на этих поросших мхом низинах встречаются лишь изредка; иногда к поверхности мхов плотно прижимаются стебли ивы полярной (*Salix polaris*), местами попадаются камнеломки (*Saxifraga hirculus* и др.), лютики (например, *Ranunculus sulphureus*), мелкие, образующие подушки минуарции (виды *Minuartia*) и др.

**Лишайниковая тундра.** Разные кустистые лишайники растут и в моховой тундре, и под кустарничками в кустарничковой тундре, но господствующими в рас-



Бугристая тундра в Лапландии

тительном покрове они становятся главным образом на сухих участках, особенно если почвы песчаные или гравийные. Густые, очень приметные, беловатые или беловато-зеленые ковры образуют в первую очередь лишайники из родов *Cladonia*, а также *Cetraria* и *Stereocaulon*, достигающие  $10$ -сантиметровой высоты. Лишайниковые тундры имеют огромное хозяйственное значение, будучи пастбищами, необходимыми для оленеводства. Олени, которых по праву называют главными млекопитающими тундры, без которых ее невозможно себе представить, питаются преимущественно этими лишайниками. Вместе с тем они охотно поедают ягоды, молодые листья берез, ив и осок и даже не пренебрегают леммингами и яйцами птиц.

Поперечный разрез через крупный торфяной бугор (см. указания высот) бугристого болота.

Синей краской обозначен лед.





В некоторых арктических тундрах не вся почва бывает одета растительным покровом, что связано с особенностями выветривания и почвообразования в этих районах. Обычно в Арктике летом происходит смена периодов промерзания и оттаивания самого верхнего слоя почвы, под которым находится многолетнемерзлый грунт; это приводит к солифлюкции, или «текучести почв», при которой происходит своеобразная сортировка компонентов почвы по величине — на крупные и мелкие. На пологих склонах образуются так называемые каменные потоки и полосатые почвы, а на ровных, горизонтально расположенных территориях — очень характерные для Арктики полигональные почвы. Наиболее крупные каменистые компоненты располагаются как бы кольцеобразно, а самые мелкие остаются во внутренних частях фигур этой почвенной мозаики. В соответствии с этим различаются и условия для развития растений: обычно они наиболее благоприятны между камнями, по краям возникших многоугольников, тогда как на поверхностях внутренних частей этих полигонов растений может вовсе не быть. Из-за того что такая тундра нередко выглядит как бы покрытой пятнами, она и получила название пятнистой.

**Горная тундра.** Арктическая зона северного полушария представлена не только равнинами; здесь много гор и горных хребтов. Для горных районов, как и для равнин, лежащих в высоких северных широтах, характерны крайне неблагоприятный для жизни растений тепловой режим, предельно короткий вегетационный период и очень неглубокий снежный покров.

К тому же здесь почвы почти не содержат гумуса и долгое время остаются замерзшими: летом оттаивает лишь самый поверхностный слой. В таких условиях растения могут развиваться только местами; там, где возможности для жизни растений крайне неблагоприятны, почти повсюду можно видеть лишь голые камни и щебень.

Очень скудный растительный покров представлен преимущественно накипными, или корковыми, и листоватыми лишайниками; кустистые лишайники встречаются значительно реже. Здесь же растут немногие мхи, например виды родов *Grimmia*, *Rhacomitrium* и др. Лишь там, где скопилось хоть немного мелкозема, развиваются некоторые цветковые травянистые растения и даже кустарнички: кассиопея четырехгранная (*Cassiope tetragona*), гариманелла моховидная (*Harrimanella hypnoides*, = *Cassiope hypnoides*) и ива полярная (*Salix polaris*). Однако эти растения очень низкие, так как их высота определяется глубиной снежного покрова, а она очень невелика. Изредка растут некоторые злаки, в частности овсяница алтайская (*Festuca altaica*) и зубровка альпийская (*Hierochloë alpina*), а также немногие камнеломки (*Saxifraga nivalis*, *S. caespitosa* и др.), минуарция арктическая (*Minuartia arctica*), дриада восьмилепестная (*Dryas octopetala*), смолёвка бесстебельная (*Silene acaulis*) и др.

Вряд ли нужно подчеркивать, что при огромной протяженности горных тундр и каменистых территорий высокоширотной Арктики флористический состав их растительных сообществ в разных областях весьма разнообразен.



# Растительность высокогорий

Всякое высокогорье — особый мир. Такое ощущение возникает при первом же знакомстве с этой в прямом смысле слова возвышенной частью окружающей нас природы. Кого не поражал вид внезапно поднимающихся над равниной гор, вершины которых даже летом покрыты снегом!

Не нужно быть специалистом-биологом, чтобы увидеть, что в высокогорьях разные биоценозы сменяют друг друга на небольших пространствах, что с высотой растительный покров меняется, пока наконец не исчезает совершенно. Но высоты, где нет растений, мы оставим альпинистам. Нас же интересует удивительный мир альпийских растений, которые на каменистых альпийских горках даже лучших ботанических садов равнин никогда не развиваются так, как в высокогорьях, в естественных условиях окружающей среды.

Если обратиться к географическому атласу, то на многих картах разных регионов земного шара можно обнаружить обозначенные темно-коричневым цветом высокогорья с такими знакомыми названиями: Альпы, Кавказ, Гималаи, Килиманджаро, Скалистые горы, Анды. Протяженность этих гор весьма различна, однако не это в первую очередь определяет характер их растительного покрова. Главную роль играет их географическое положение, иными словами, находятся ли они в тропиках, субтропиках или в умеренных широтах. Но, с другой стороны, нельзя недооценивать и влияния климата высокогорий на мир растений. Оба фактора в совокупности определяют специфические особенности флоры, поэтому при дальнейшем рассмотрении растительного покрова высокогорий мы будем говорить отдельно о высокогорьях умеренных широт и высокогорьях тропиков.

**Климат.** Статистически установлено, что с высотой температура снижается на  $0,5—0,6^{\circ}\text{C}$  через каждые 100 м (см. климатодиаграммы). Следовательно, с увеличением высоты и зимние периоды должны становиться более продолжительными. Подтверждение этому можно найти, путешествуя в горах в начале лета. К этому времени в средних широтах на высоте 600—700 м над уровнем моря цветут луговые травы и хлебные злаки. При подъеме в горы мы увидим, что лето сменяется все более ранней весной, пока наконец на высоте 1800 м не обнаружим последние приметы

зимы. Если в долинах лиственные деревья уже зеленые, то в горах мы сможем наблюдать все этапы распускания листвы и цветков вплоть до стадии еще не распустившихся почек у рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*) и клена ложноплатанового (*Acer pseudoplatanus*) — последних из числа лиственных деревьев, которые встречаются в горах на больших высотах. Светлая свежая зелень клена особенно выделяется на фоне темной зелени хвойного леса.

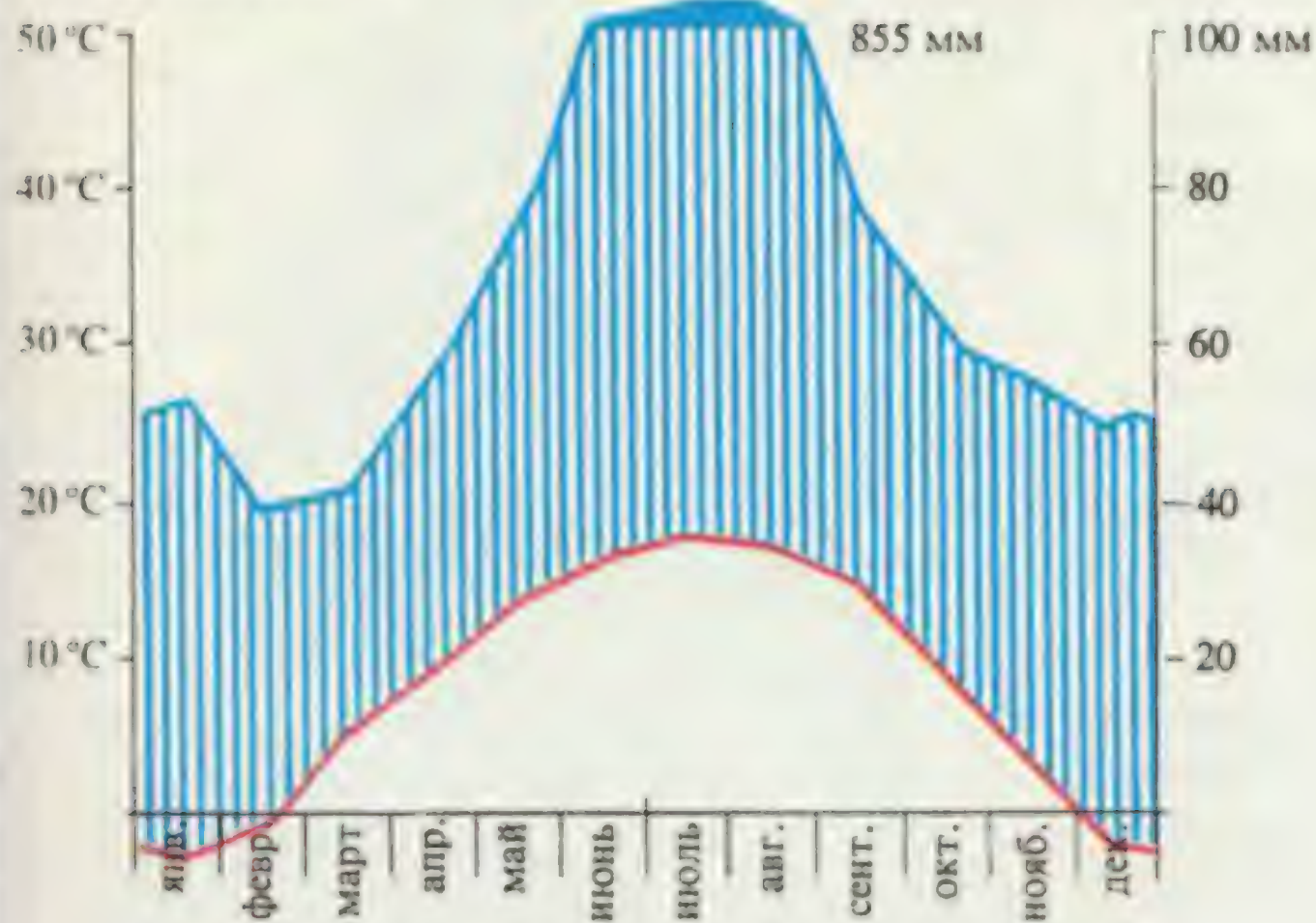
Высотные градиенты этих различий составляют примерно 3—4 дня на каждые 100 м. Если изобразить это графически, получится нечто вроде продольного среза луковицы (см. стр. 260), поскольку нельзя пренебрегать более короткой продолжительностью вегетационного периода в долинах на высотах меньших 600—700 м, что объясняется обычной для горных районов температурной инверсией. Ночью, отдавая тепло, воздух становится более прохладным. Холодный воздух опускается к почве и скапливается в наиболее низких местах, а в горах это — долины. Из-за оттока холодного воздуха вниз воздух верхних слоев перемещается за ним, при этом нагревается и остается над холодными воздушными слоями. Это приводит к тому, что ранним утром долины часто еще одеты туманом, между тем как вершины гор и горные склоны давно прогреваются. В исключительных случаях, например в котловинах, различия между температурами в горах и в долине могут быть столь существенными, что возникает обратный порядок расположения поясов растительности. В тропиках такими «холодными дырами» оказываются в первую очередь кратеры потухших вулканов, из которых опустившийся в них холодный воздух не может выйти.

Существенны также различия между температурами освещенных солнцем и теневых мест. Они тем больше, чем выше находятся эти места, как показали измерения температур твердых тел. Почва, будучи твердым телом, из-за незначительного отражения падающих на нее солнечных лучей и хорошей теплопроводности поглощает больше тепла, чем воздух. В результате на больших высотах температура почвы в течение дня сильно поднимается и становится выше температуры воздуха (см. также стр. 28). Растения также нагреваются, причем у разных растений и разных их жизненных форм повышение температуры,



Среднегодовая температура 8,5°C

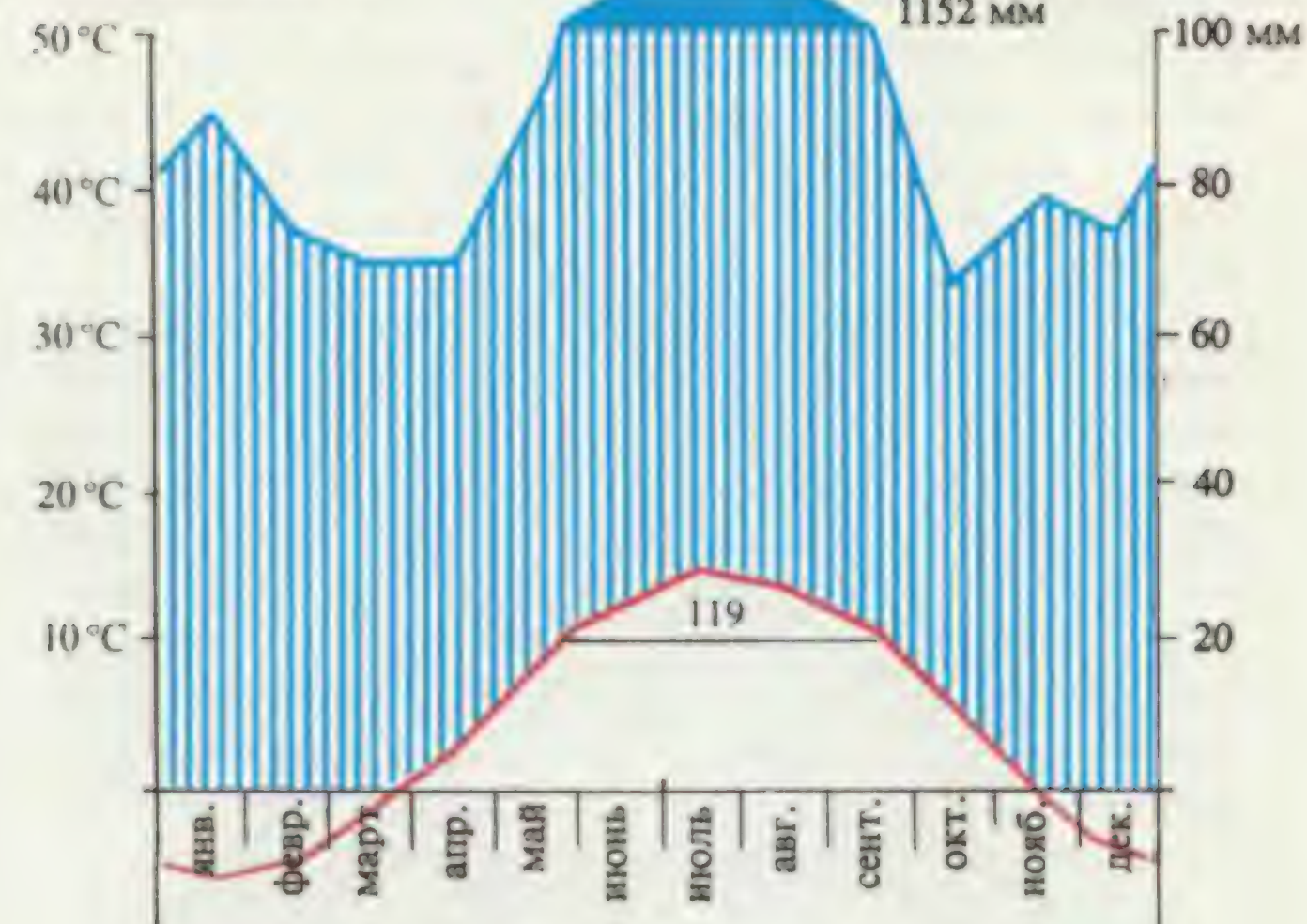
Среднегодовое количество осадков 855 мм



Инсбрук /582 м/

Среднегодовая температура 5,0°C

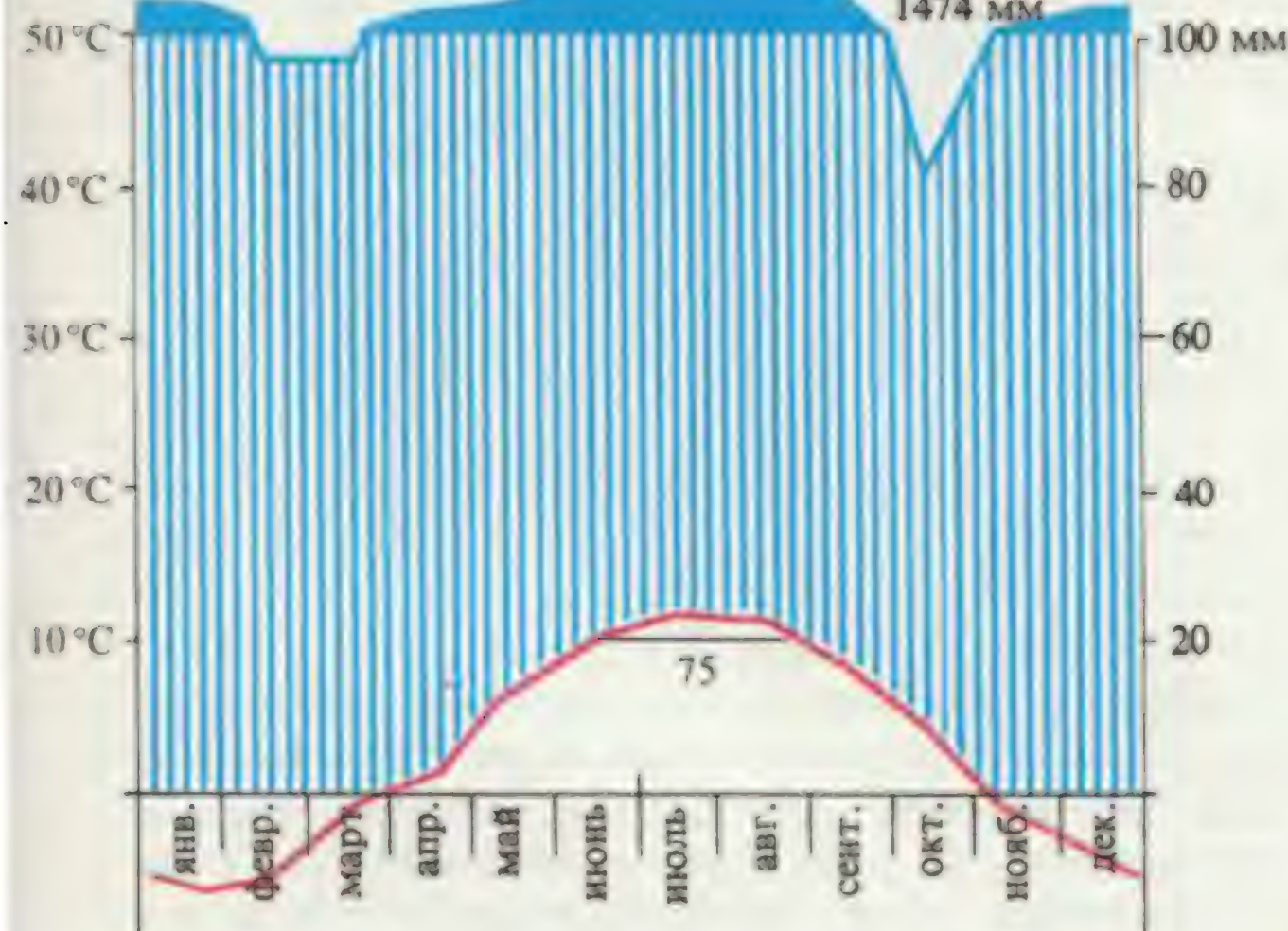
Среднегодовое количество осадков 1152 мм



Зеефельд /1176 м/

Среднегодовая температура 3,8°C

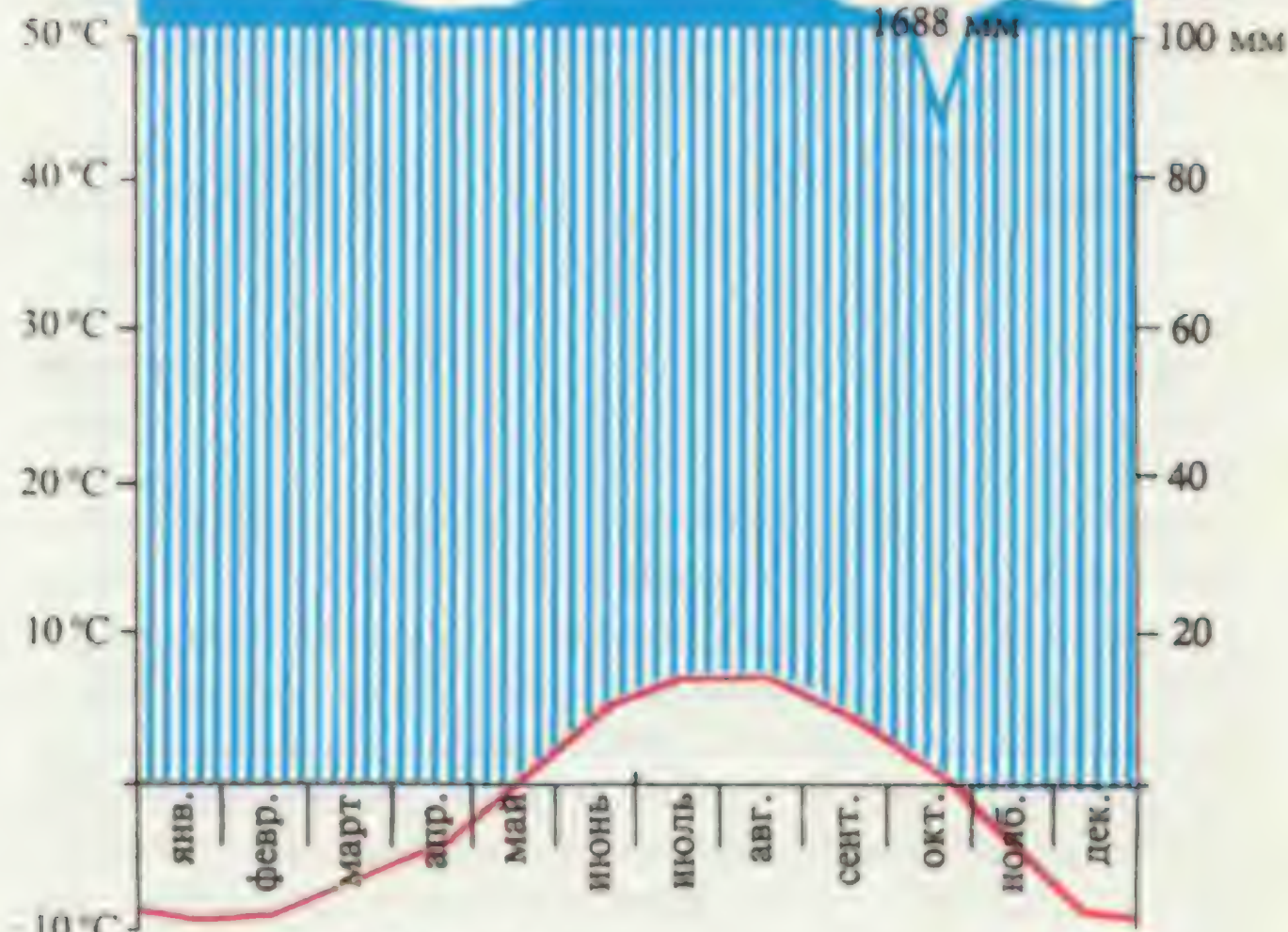
Среднегодовое количество осадков 1474 мм



Халь-Зальцберг /1488 м/

Среднегодовая температура -0,6°C

Среднегодовое количество осадков 1688 мм



Хафелекар /2293 м/

*Климадиаграммы разных пунктов австрийских Альп — пример климата высокогорий умеренных широт*

зависящее от теплоемкости, может быть различным. Так, измерение температур альпийских растений, проведенное в Колорадо (США), показало, что они могут сильно превышать температуру воздуха (до 22°C).

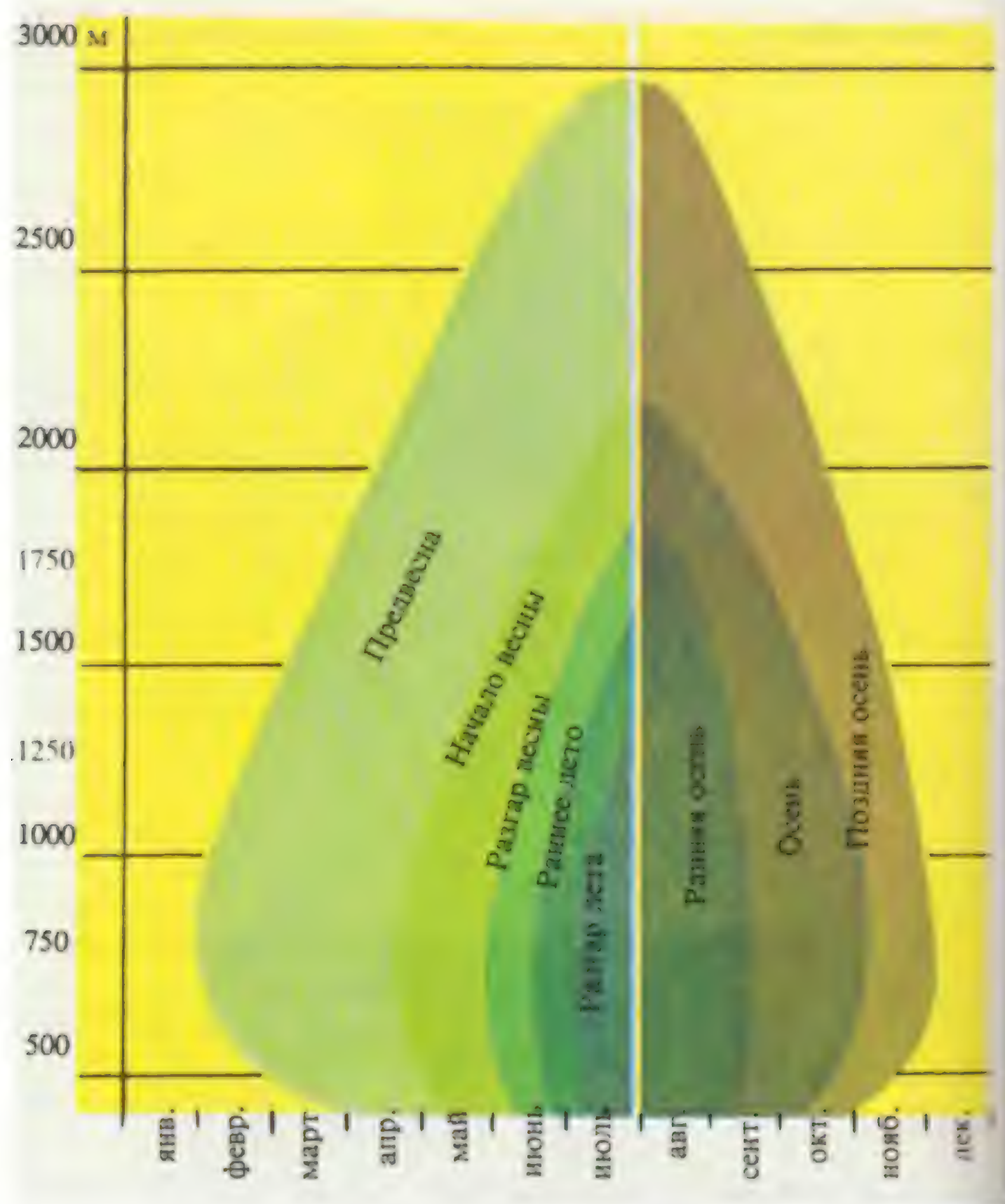
Не только в тени, но и там, где ветер препятствует сильному нагреванию, температуры, напротив, оказываются значительно более низкими. Здесь колебания температур в течение суток свидетельствуют о господстве более ровного микроклимата, чем характерный для мест, не защищенных от прямого солнечного света. Влияние этих различий, связанных с освещенностью местообитаний, на растительный



покров особенно заметно при сравнении северных (теневых) и южных (освещенных) склонов гор. Прохладные, характеризующиеся относительно ровным, умеренным климатом северные склоны обычно покрыты хвойным лесом, тогда как южные склоны на тех же высотах поросли лиственными лесами, состоящими из теплолюбивых древесных пород, или же сосняками.

Излучение тепла в ночное время вызывает значительное охлаждение припочвенных слоев воздуха; именно этим объясняются существенные различия между дневными и ночными температурами. Нередко такие перепады температур приводят к наступлению ранних (осенью) или поздних (весной) заморозков, которые могут очень сильно повлиять на рост растений, особенно растущих на незатененных местах. Число морозных дней также может быть сравнительно большим. Собственно, здесь лучше всего подходит термин «дни с заморозками», так как в этих случаях обычно лишь минимальная дневная температура оказывается отрицательной. Но и такие колебания дневных температур серьезно затрудняют обмен веществ у растений. Хотя все альпийские растения морозоустойчивы, в течение года интенсивность этих их физиологических особенностей подвержена колебаниям, поэтому ранние и поздние заморозки могут быть опасными.

Зимой относительно мощный снежный покров оказывается достаточной защитой от слишком низких температур и других неблагоприятных факторов. Слой снега толщиной 30 см оказывается настолько теплонепроницаемым, что почва под ним не замерзает, если только она не промерзла перед снегопадом. Время, в течение которого почва не покрыта снегом, — это и есть тот вегетационный период, когда растения могут ассимилировать, создавать и запасать питательные вещества, цвести и плодоносить. В Альпах вегетационный период на высоте 1800 м продолжается 5 месяцев, на высоте 2400 м — только 2,5 месяца, а на высоте 3000 м он всего 1,6 месяца. Наконец, можно подняться и до высот, где снег лежит постоянно. Здесь температуры таковы, что он не может ни растаять, ни испариться. Повсюду на земном шаре, за немногими исключениями, нижняя граница вечного снежного покрова в горах закономерно поднимается с севера на юг — примерно от 460 м над уровнем моря на Шпицбергене до 5000 м в приэкваториальных областях. В Альпах она находится на высоте 2600—3300 м, в Высоких Татрах — около 2300 м. Незначительные колебания в ее положении объясняются разным количеством выпадающих осадков (северные или южные склоны гор, наветренные или подветренные стороны, относительно сухие области с континентальным климатом и т. д.).



Высотная поясность, проявляющаяся фенологически в течение года (по Schmidt)

Наряду с температурами особенно сильное влияние на климат оказывает вода во всех трех ее физических состояниях. В принципе, в высокогорьях выпадает больше осадков, чем на низменностях. В Европе, как правило, с увеличением высотного положения местности на каждые 100 м среднегодовое количество осадков возрастает на 50—70 мм (климадиаграммы на стр. 259), поскольку горы задерживают облака. Это характерно для всех гор, находящихся на территориях с умеренным климатом между 40 и 50° с. ш. Напротив, в тропиках, преимущественно в относительно сухих областях, подверженных действию пассатов, влажность в горах может оказаться меньшей, особенно там, где горные вершины поднимаются выше облаков. Высокогорные равнины и центральные районы горных систем обычно бывают сухими, так как осадки выпадают уже по их периферии.

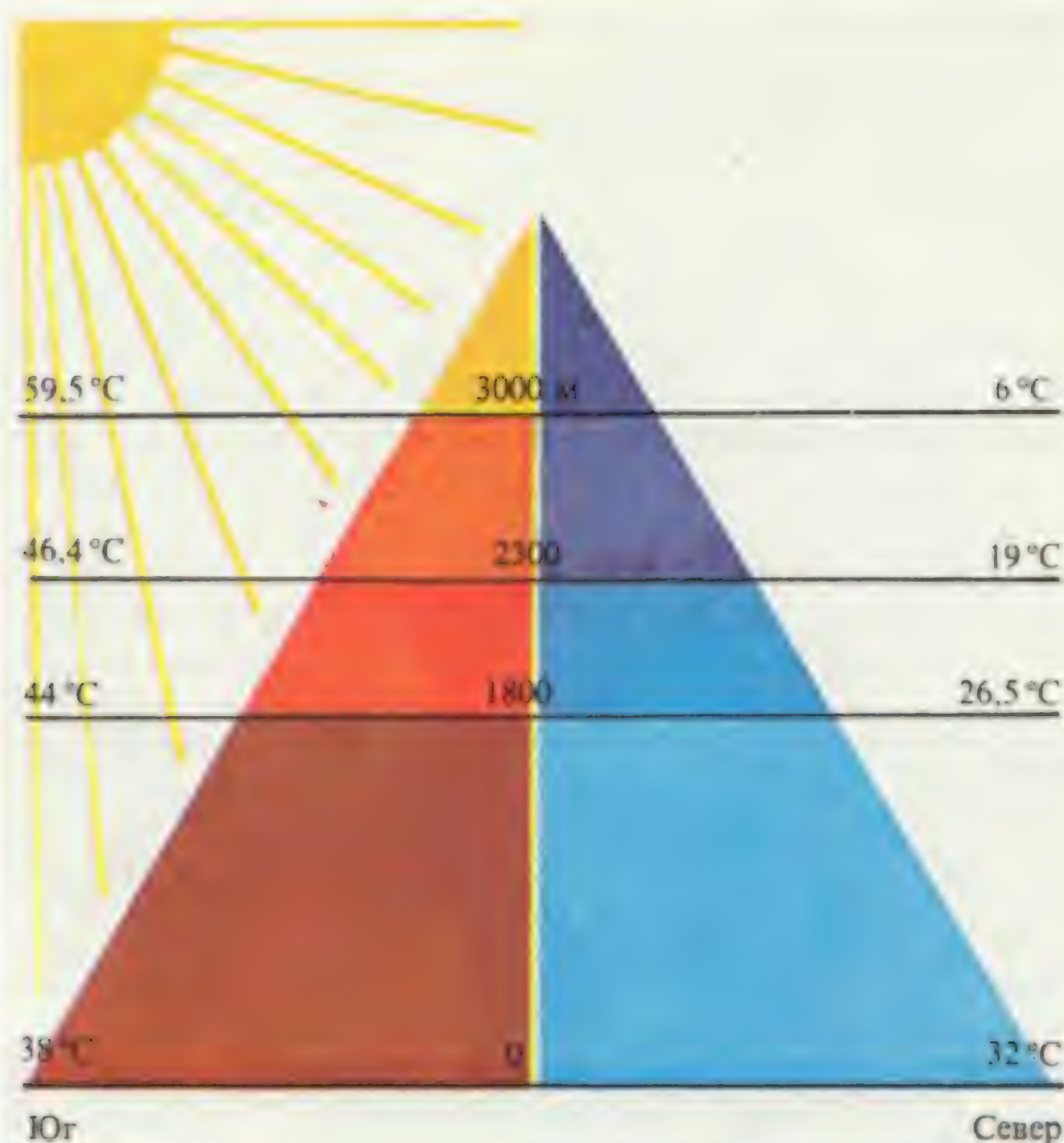


Ветер в горах — еще один существенный фактор, определяющий условия местообитаний. Он не только способствует охлаждению; для растений не менее важна опасность иссушения. Летом, когда увлажнение обильно, она не столь велика, но зимой лишь немногие растения в состоянии выжить на замерзшей, бесснежной почве в не защищенных от ветра местах (см. также стр. 32). К таким растениям относится луазелеурия лежащая (*Loiseleuria procumbens*), которая не только способна обходиться без воды две недели, но зимой на таких местообитаниях может всасывать незначительное количество влаги, образующейся в результате таяния снега при ярком солнечном освещении.

**Почвы.** В высокогорьях почти нет сколько-нибудь мощных почв, так как мелкие частицы очень быстро уносятся, и скалы снова обнажаются. Поэтому высокогорные местообитания обычно представляют собой щели или ниши в скалах, в трещины которых могут внедриться корни. На таких высотах выветривание горных пород происходит главным образом благодаря тому, что они то замерзают, то оттаивают. Так, вблизи границы снежного покрова и выше нее, там, где наиболее часто происходит смена температур, образуются почвы, состоящие из крупных компонентов.

Выветривание горных пород под воздействием микроорганизмов здесь почти не встречается. Это объясняется тем, что условия для существования микробов при столь суровом климате сильно ограничены. Биологического разрушения органических веществ также практически не происходит, и из их скоплений ниже границы снежного покрова — в субальпийском поясе — изначально возникают альпийские гумусированные или торфяные почвы. Обильные осадки интенсивно вымывают минеральные вещества, образовавшиеся в процессе выветривания (прежде всего известь), и поэтому такие почвы становятся очень кислыми. Естественно, это отражается на растительном покрове, состав которого в значительной степени зависит от кислотности почв.

В субальпийском высокогорном поясе на не слишком крутых склонах обнаруживается подвижность почв, известная также и в арктической тундре. Происходит скольжение оттаявшего в течение дня, сырого, пронизанного корнями растений торфяного слоя по замерзшему субстрату. Это вызвано тем, что сильнее промерзающие поверхностные слои почвы выпячиваются. При их оттаивании и уплотнении возникает давление, направленное вниз вдоль склона, и в результате торфяной слой отделяется от скалистого или каменистого грунта. Растения с глубоко идущими корнями обычно препятствуют движению таких участков торфа, и тогда их перед-



Нагревание твердых тел при солнечном освещении и в тени в разных высотных поясах

ние края выгибаются и становятся толще. Возникают своеобразные «лестницы», ступени которых состоят из органических веществ.

Наряду со скалами, почвами, состоящими из крупных компонентов, и торфянистыми альпийскими гумусированными почвами в качестве субстрата, на котором могут жить растения, следует назвать и щебень. Особенно много щебня скапливается в виде конусов выноса под крутыми скалистыми склонами, куда его приносят талые воды и каменные осыпи. Встречаются такие скопления и в богатых щебнем ручьях и реках. Морены горных ледников тоже состоят в основном из щебня, который, однако, скреплен обильно представленными здесь мелкозернистыми компонентами.

## Растительность высокогорий средних широт

Поднимаясь в горы, путешественник проходит через разные растительные сообщества, возникшие в результате приспособления растений к существованию при меняющихся на разных высотах климати-



ческих условиях и на разных почвах. Различают семь основных высотных поясов, из которых только три — субальпийский, альпийский и нивальный — характерны для высокогорий. От пояса подгорных равнин через пояс холмов идет переход к горному поясу, который в Центральной Европе представляет собой наиболее низко расположенный собственно горный пояс. Здесь господствуют буково-пихтовые леса, различающиеся в разных местообитаниях. Они получили название горных смешанных лесов, так как в их состав входят не только бук лесной, или европейский (*Fagus sylvatica*), и пихта белая (*Abies alba*), но ель обыкновенная (*Picea abies*), клен ложноплатановый (*Acer pseudoplatanus*) и, реже, вяз шершавый (*Ulmus scabra*, = *U. glabra*). На относительно сухих местах вместе с ними может расти и сосна герцинская (*Pinus sylvestris* var. *hercynica*). В среднеевропейских горах Герцинской природной области горный пояс расположен на высоте 450—800 м. Выше вегетационный период становится более коротким, а среднегодовые температуры более низкими; поэтому из древесных пород здесь может еще преобладать только ель обыкновенная. В Татрах и в Альпах такая смена растительных сообществ происходит лишь на высоте 1000—1200 м.

**Ореальный пояс.** В растительном покрове примыкающего к горному поясу ореального высотного пояса господствует ель обыкновенная или другие виды хвойных древесных пород, что позволяет говорить о поясе хвойных лесов. Правда, в настоящее время в горах ель встречается не только в пределах ореального высотного пояса, ибо при лесопосадках предпочитают выращивать именно ель; это привело к тому, что с помощью человека она расселилась и вне этого пояса. Так, в предгорьях Высоких Татр едва ли еще можно обнаружить обширные типичные леса горного пояса, как можно было бы ожидать, например, вблизи Закопане (833 м над уровнем моря). Естественный, флористически богатый горный лес сохранился лишь в немногих долинах, в остальных же местах, вплоть до Закопане, расселена ель. Но видовой состав сопутствующих ели растений свидетельствует о том, что это леса не ореального, а горного пояса.

Лишь с ореального пояса и начинаются собственно горы. А о высокогорье можно говорить только в тех случаях, когда речь идет по крайней мере об альпийском высотном поясе. Климат пояса горных хвойных лесов еще позволяет теплолюбивым растениям горного высотного пояса продвигаться вверх по наиболее подходящим для этого местообитаниям (более теплые южные склоны). В Центральной Европе это справедливо по отношению к буку лесному и пихте белой, которым для благоприятного сущест-

вования здесь не хватает ни тепла (дальнейшее снижение среднегодовых температур на 3—5°C), ни продолжительности вегетационного периода (примерно 3 мес). Поскольку в ореальном высотном поясе мы обнаруживаем примерно те же климатические условия, что и в зоне бореальных хвойных лесов (см. стр. 234), а также аналогичные растительные сообщества, не имеет смысла еще раз подробно на этом останавливаться.

Для пояса горных лесов — и не только в Центральной Европе — характерно накопление почти не разлагающейся лесной подстилки из хвои, которая у поверхности почвы образует довольно мощный слой сырого (грубого) гумуса, имеющего сильноокислую реакцию. Поэтому нижние ярусы леса флористически очень бедны. Здесь речь может идти либо об ацидофильных (приспособившихся к кислым почвам) мхах, либо о живущих в симбиозе с грибами цветковых растениях, к числу которых относятся вересковые и близкородственные им грушанковые. Грушанки (виды *Pyrola*), одноцветка одноцветковая (*Moneses uniflora*) и подъяльник обыкновенный (*Hypopitys monotropa*, = *Monotropa hypopitys*) представляют последнее из названных семейств; вересковые представлены большим числом видов. К этому семейству относятся обильно растущая в горах черника (*Vaccinium myrtillus*), а также другие виды этого рода и рода рододендрон (*Rhododendron*).

Доминирующая в Альпах и Карпатах ель обыкновенная распространена также южнее и восточнее, до Югославии и Болгарии. В поясе хвойных лесов Кавказских гор встречаются леса из пихты Нордманна, или кавказской (*Abies nordmanniana*), и ели восточной (*Picea orientalis*), вместе с которыми постоянно растет бук восточный (*Fagus orientalis*). Здесь на высотах 1400—1900 м еще распространены леса, местами не подвергшиеся воздействию со стороны человека; лучше всего их исследовать в Тебердинском заповеднике. Путешественников всегда восхищает мощь и жизненная сила деревьев, растущих в этом районе.

Пихты Нордманна, достигающие высоты 50 м и имеющие стволы диаметром 80—120 см, отнюдь не редкость. Нисколько не уступают им ели восточные. Но нижние ярусы этих густых хвойных лесов флористически очень бедны. На кислом сыром гумусе растут отдельные экземпляры рододендрона желтого (*Rhododendron luteum*) и черничника кавказского (*Vaccinium arctostaphylos*). Тем сильнее бросается в глаза свисающий с ветвей лишайник усnea бородатая (*Usnea barbata*), пышно развивающийся во влажном воздухе обводненных ущелий. Чем выше поднимаешься в горы, тем реже встречается бук восточный. Начиная с высоты 1600 м, в состав лесов входит еще один вид лиственных деревьев — клен



Траутфеттера (*Acer trautvetteri*), ареал которого доходит до границы распространения леса.

На востоке Северной Америки, в Аппалачах, на таких же высотах тоже растут густые хвойные леса. Для них характерны ель красная (*Picea rubra*, = *P. rubens*), образующая вместе с лиственными деревьями смешанные леса на высотах 1350—1450 м, и пихта Фразера (*Abies fraseri*), встречающаяся вместе с елью красной на высотах 1600—1900 м. Незатененные местообитания на очень кислых почвах заняты зарослями рододендронов и других вечнозеленых кустарников. Из множества их видов упомянем для примера *Rhododendron catawbiense* и *Rh. maximum* — излюбленные виды, используемые для скрещиваний при селекции рододендронов, и кальмию широколистную (*Kalmia latifolia*), также относящуюся к семейству вересковых.

В высокогорьях запада Северной Америки особенно много видов хвойных деревьев. На больших высотах в Скалистых горах (в южных их частях — между 2800 и 3600 м, а в северных — между 1400 и 2300 м) леса образуют ель Энгельмана (*Picea engelmannii*) и пихта субальпийская (*Abies lasiocarpa*), причем под пологом этих хвойных древесных пород растут представители семейства вересковых (разные виды рода *Vaccinium*). В лесах запада Северной Америки, доходящих до верхней границы распространения леса, встречается сосна остистая (*Pinus aristata*); найдены живые экземпляры этой сосны, возраст которых 4900 лет, — это одни из самых старых растений нашей планеты.

В Скалистых горах на относительно сухих местах встречается сосна Муррея (*Pinus murrayana*, = *P. contorta* var. *latifolia*) — древесная порода, первой занимающая необлесенные местообитания. Пихты — миловидная (*Abies amabilis*), стройная (*A. procera*) и субальпийская (*A. lasiocarpa*) — важнейшие виды густых хвойных лесов северо-запада этих гор, обычно растущие на высоте 600—1500 м. Им сопутствуют кипарисовик нутканский (*Chamaecyparis nootkatensis*), тсуга Мертенса (*Tsuga mertensiana*), а под их пологом — представители семейства вересковых. Для хвойных лесов калифорнийской Сьерра-Невады типична пихта великолепная (*Abies magnifica*), леса из которой дополняют тсуга Мертенса, сосна горная веймутова (*Pinus monticola*), сосна Муррея (*P. murrayana*), сосна Жеффрея (*P. jeffreyi*) и пихта Лоя (*Abies lowiana*, = *A. concolor* var. *lowiana*). Летом климат здесь сравнительно сухой. Осадки, годовое количество которых в сумме составляет 1000—1600 мм, выпадают преимущественно во время зимних снегопадов. Многие из перечисленных выше хвойных древесных пород разводят в европейских парках как ценные декоративные деревья.

В северо-западных Гималаях, которые можно счи-

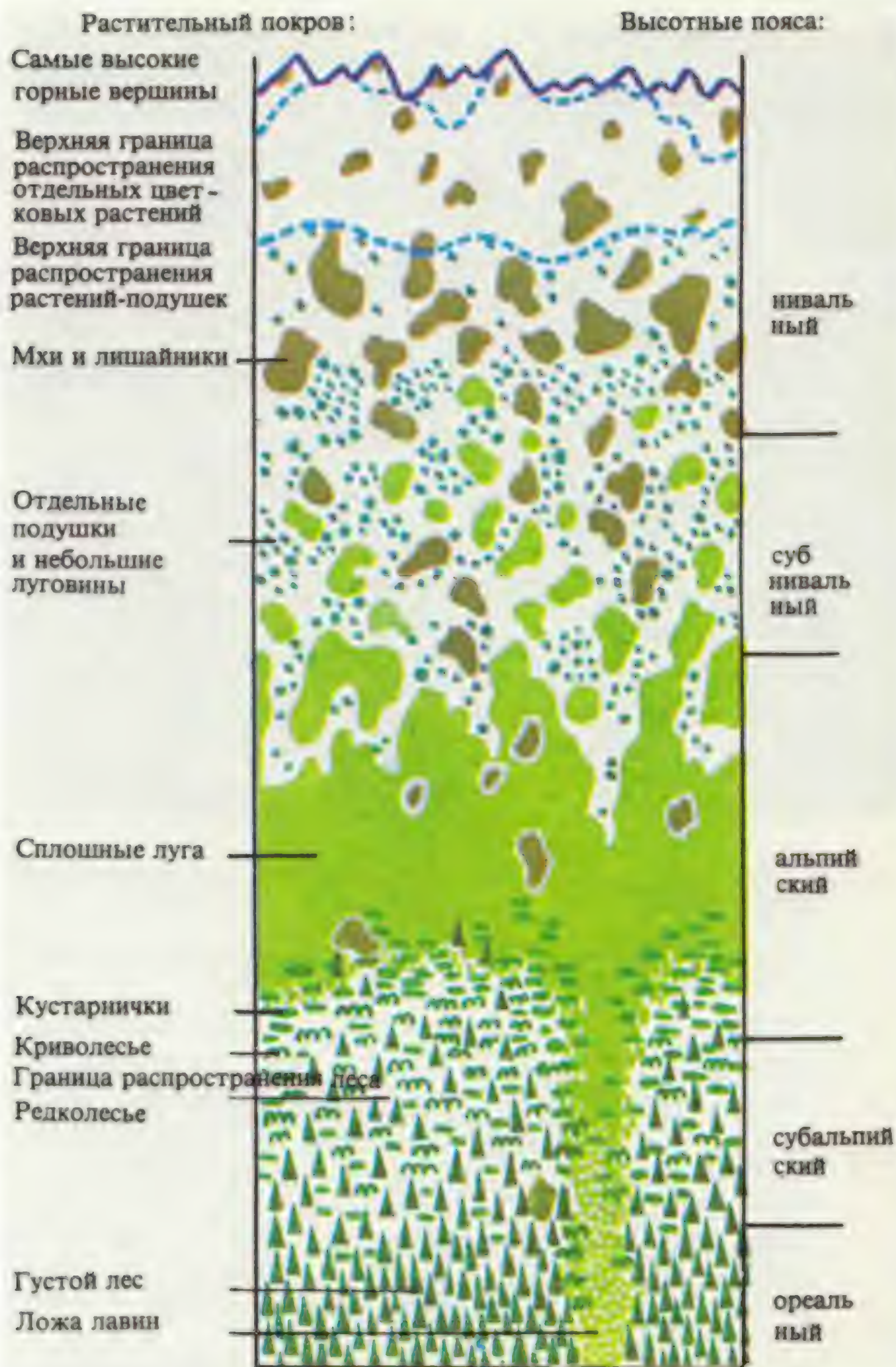


Схема распределения растительных сообществ на разных высотах в высокогорьях умеренных широт (по Reissigl и Pitschmann)

тать еще находящимися в средних широтах, на высотах 2000—3400 м на северных склонах долин тоже встречаются влажные хвойные леса. Помимо имеющей очень длинные хвоинки сосны Роксбурга (*Pinus roxburghii*) и сосны гималайской веймутовой (*P. excelsa*) для них характерен также стройный кедр гималайский (*Cedrus deodara*). Верхнюю границу распространения этих лесов определяет пихта замечательная, или гималайская (*Abies spectabilis*, = *A. webiana*), древостой которой на высотах 3400—3800 м





Долина высокогорной реки, в русле которой видны островки из принесенного рекой щебня и разветвленные протоки, несущие летом мало воды.

Немного возвышающиеся над уровнем воды аллювиальные наносы заселены преимущественно мирикарией германской (*Myricaria germanica*).

сменяются березовым лесом из березы полезной (*Betula utilis*), который в свою очередь по мере увеличения высоты расположения местообитаний переходит в заросли кустарников, состоящие из ив и можжевельников (*Juniperus nana* и *J. squamata*). На южных склонах лесов нет; здесь господствуют пустынные и полупустынные растительные сообщества, в состав которых входят полыни (*Artemisia*).

**Аллювиальные наносы.** Ложбины, по которым стекают талые воды, горные ручьи и реки, как и все другие местообитания в горах, занимают небольшие пространства. Сила, с которой вода переносит щебень и гальку и откладывает их в широких нижних участках глубоких долин, огромна, особенно весной, во время таяния снега. Но путешественники чаще видят эти потоки только летом, когда по долинам течет совсем немного воды. В зависимости от уклона и ширины долины в ней отлагается больше или меньше щебня, который лежит в виде островков между разветвляющимися протоками реки. Очевидно, многие путешественники были удивлены, обнаружив растения на этих каменистых пустынных участках аллювия горных рек.

Вода постоянно переносит с гор вниз какие-либо

растения, но, кроме того, имеются и такие растения, летучие семена которых специально приспособлены к распространению против течения горных потоков. Они часто встречаются на аллювиальных галечных участках. Самое крупное из них — мирикария германская (*Myricaria germanica*); многие ее родичи обитают в пустынях. Мирикарии — это синевато-зеленые, жесткие растения с многочисленными, вертикально расположенными густо облиственными ветвями. Хаменерион узкий (*Chamaenerion angustissimum*, = *Epilobium dodonaei*) и родственный ему кипрей Флейшера (*Epilobium fleischeri*) тоже пионеры, заселяющие гравий ручьев. Они хорошо заметны благодаря своим блестящим розовым цветкам и плодам-коробочкам, которые, если их вскрыть, становятся пушистыми. Некоторые из травянистых растений можно обнаружить только при внимательных поисках, например плотно прилегающий к субстрату грыжник гладкий (*Herniaria glabra*). Если речь идет о щебне, содержащем известь, то здесь большие пространства могут быть покрыты однолетним клевером бурым (*Trifolium badium*), предпочитающим в основном открытые места.

**Граница леса.** Ореальный высотный пояс в горах — это последний пояс, в котором растет лес. С его границей совпадает и граница распространения леса; здесь начинается альпийский пояс. Пограничная полоса, где сомкнутый лес переходит в низкоствольное криволесье или в сообщества кустарничков, известна и в бореальной зоне между тайгой и тундрой (см. стр. 250). Если и в горах мы встречаемся с хорошо выраженной границей между растительными сообществами, нетрудно предположить, что причины этого должны быть сходными или даже одинаковыми. Среднесуточные температуры здесь также должны быть выше 10°C не меньше 3 месяцев в году; это благоприятствует росту отдельных деревьев и леса. Но если вегетационный период настолько непродолжителен, что вновь образовавшаяся хвоя побегов, сформировавшегося в текущем году, не успевает завершить развитие, иными словами, не приобретает достаточной способности противостоять неблагоприятным факторам внешней среды, то это приводит к высыханию тех частей дерева, которые зимой не защищены снежным покровом. В результате появляются деревья уродливой формы, а еще выше даже они не в состоянии развиваться. Отсюда ясно, что зимнее иссушение приводит к более серьезным последствиям, чем низкие температуры; ель обыкновенная, например, способна переносить морозы до —40°C без повреждений.

Но это «климатическое» обоснование положения верхней границы распространения леса имеет лишь теоретическое значение, поскольку лес вовсе не до-





Ложа лавин, поросшие криволесьем, внедряются глубоко в пояс хвойных лесов.

Ель обыкновенная (*Picea abies*) встречается лишь на местообитаниях, не подверженных разрушительному действию лавин.

ходит или доходит только местами до той высотной линии, которой ограничивается трехмесячная продолжительность  $10^{\circ}$ -ных среднесуточных положительных температур. Этому препятствует разнообразный рельеф высокогорий — на крутых скалистых склонах, на рыхлом щебне или в подверженных влиянию холодного воздуха низких долинах возможности для существования леса, а также отдельных деревьев сильно ограничены. В этих местах проходит так называемая потенциальная граница леса. Но в Европе и до нее лес редко доходит: разрушительные стихийные явления (бури, лавины) наносят ущерб лесу, который и без того в этих местах восстанавливается крайне медленно. Но в первую очередь распространение лесов ограничивается деятельностью человека. Широкое использование горных пастбищ, вырубки лесов ради получения строительной древесины, топлива и увеличения площадей, пригодных для выпаса скота, равно как и выпас сам по себе, искусственно снижают границу распространения леса. Все это приводит к формированию фактической, существующей ныне границы распространения леса.

Различать понятия «граница распространения деревьев» и «граница распространения леса» становит-

ся излишним, если постигнуть суть явлений. И в тех случаях, когда лес распадается на отдельные группы деревьев, климатическая граница распространения леса еще не бывает достигнута. Характер субстрата тоже способствует разрежению леса; именно это происходит на маломощных почвах или на голых скалах, однако при этом деревья вовсе не становятся уродливыми.

В разных высокогорьях в соответствии с присущими только им климатическими условиями граница распространения леса занимает разное высотное положение. В Альпах она находится на высотах 1650—2300 м, на севере Альп, где влажнее и прохладнее, — ниже, а в более сухих и теплых Центральные Альпах — выше. В западных Карпатах граница распространения леса расположена на высоте 1500 м, а лес здесь еловый, тогда как в восточных Карпатах она находится на высоте 1300 м и совпадает с границей распространения бука лесного. В Трансильванских же Альпах, то есть в южных Карпатах, ель поднимается на высоту 1800 м. То же можно сказать и о западном Кавказе. Но на востоке Кавказских гор близ Каспийского моря она находится на высоте 2400 м, так что в среднем для Кавказа ее можно считать проходящей на высоте 2125 м. В определении положения этой границы участвуют все древесные породы, еще встречающиеся в ореальном поясе гор, а местами даже сосна.

В Альпах границу распространения леса определяют лиственница европейская (*Larix decidua*) и сосна кедровая европейская (*Pinus cembra*). Лиственницы растут преимущественно на рыхлых субстратах (осыпи вдоль склонов), где они — обычно без других древесных пород — поселяются первыми и где их потребность в солнечном свете удовлетворяется сполна. Способность образовывать длинные корни и получать воду с большой глубины благоприятствует развитию лиственницы и в сухих местообитаниях.

Сосна кедровая европейская встречается как в лиственнично-сосновых и еловых лесах, так и вне сомкнутых древостоев, где ее внушительный внешний вид еще больше бросается в глаза. Она встречается как в Альпах, так и в Карпатах, но местами ее почти полностью вырубili ради ценной красноватой древесины. В заповедниках Высоких Татр еще можно видеть великолепные экземпляры этой сосны, у которой хвоинки расположены по пять на одном коротком побеге. Своими плотными цилиндрическими кронами эти деревья хорошо выделяются среди елей.

Субальпийский пояс. Там, где разрежается лес, а местами уже встречается сосна горная (*Pinus mugo*), начинается субальпийский высотный пояс. Но бывает и так, что высокоствольный лес уже в ореальном





Распространение европейских и западноазиатских видов рододендрона.

1 — *Rhododendron ferrugineum*; 2 — *Rh. ferrugineum* и *Rh. hirsutum*; 3 — *Rh. ponticum*; 4 — *Rh. caucasicum*; 5 — *Rh. kotschyi*; 6 — *Rh. luteum*; 7 — *Rh. lapponicum*.

поясе на внедряющихся сюда ложах (лотках) лавин сменяется довольно густыми зарослями этой сосны,

гибкие ветви которой способны препятствовать движению снега и лавин. Горная сосна, которую называют также кривоствольной и растрепанной, очень характерна для субальпийского высотного пояса европейских гор. Ее ветви расходятся во все стороны вдоль имеющего слабый наклон субстрата, местами извиваясь как змеи по поверхности почвы, а затем



поднимаясь вверх. Благодаря их переплетению (отдельные экземпляры такой сосны могут достигать примерно 15 м в обхвате) образуются почти непроходимые густые заросли высотой 1,5—2,5 м. У сосен, растущих на более крутых склонах, ветви свисают вниз. С высотой заросли становятся более разреженными и, наконец, можно различить отдельные деревья, растущие на значительном удалении одно от другого. Обращает на себя внимание их темная окраска и своеобразный «круговой» рост. Среди этих кривоствольных зарослей светло-зелеными пятнами выделяются лиственные деревья, которые местами немного возвышаются над соснами. Это рябины (*Sorbus aucuparia* var. *alpestris*), встречающиеся также в растительных сообществах ореального высотного пояса.

На открытых местах видно, что материнские горные породы, как и в хвойном лесу, покрыты кислыми оподзоленными почвами, на которых растут представители относительно немногих видов растений. Здесь развиваются сообщества кустарничков; их флористический состав всюду в горах, находящихся в средних широтах, примерно такой же, что и в горах Европы.

Обширные площади покрывают черника (*Vaccinium myrtillus*), заметная благодаря синева-зеленой листве голубика (*V. uliginosum*) (см. стр. 247), а также два вечнозеленых кустарничка — брусника (*V. vitis-idaea*) (см. стр. 241) и шикша гермафродитная (*Empetrum hermaphroditum*). Из обычных спутников этих кустарничковых зарослей, развивающихся в поясе криволеся, назовем ястребинку альпийскую (*Hieracium alpinum*), горечавку точечную (*Gentiana punctata*), разные виды манжетки (*Alchemilla*), подбельник альпийский (*Homogyne alpina*), ожичку лесную (*Luzula sylvatica*) и папоротник многорядник копьевидный (*Polystichum lonchitis*). Некоторые из перечисленных видов встречаются и в ореальном поясе.

В других высокогорьях в этом высотном поясе постоянно встречаются представители семейства вересковых. Их преобладание объясняется тем, что почвы здесь кислые. В Альпах к уже названным видам прибавляются рододендроны (*Rhododendron*), причем рододендрон жестковолосистый (*Rh. hirsutum*) развивается на известковых коренных породах, а рододендрон ржавый (*Rh. ferrugineum*) — на силикатных (см. стр. 41). Рододендроны образуют густые, необыкновенно красивые во время цветения заросли. Трудно себе представить, что эти растения — опаснейшие сорняки альпийских пастбищ! Они ядовиты, скот их не поедает, поэтому, быстро распрост-

Шикша гермафродитная  
*Empetrum hermaphroditum*



Горечавка точечная  
*Gentiana punctata*



Многорядник  
копьевидный  
*Polystichum lonchitis*



Рододендрон кавказский  
*Rhododendron caucasicum*



Рододендрон Кочи  
*Rhododendron kotschy*



Ястребинка  
альпийская  
*Hieracium alpinum*

Подбельник  
альпийский  
*Homogyne  
alpina*





ранившись, они уже сделали непригодными для выпаса значительные территории. В Западных Карпатах рододендронов нет, но от высокогорий Восточных Карпат до Рилы встречается рододендрон Кочи (*Rh. kotschyi*). На Кавказе, главным образом на северных склонах гор, начиная с высоты 1900 м между последними группами деревьев разреженного леса субальпийские заросли кривоствольных кустарников образует рододендрон кавказский (*Rh. caucasicum*), цветущий крупными кремово-белыми цветками, вместе с березой Медведева (*Betula medwedewii*).

Значительно обильнее, чем в высокогорьях Европы и на Кавказе, рододендроны представлены в Гималаях. Преимущественно в восточной их части, которую лишь условно можно считать горной областью, находящейся в широтах с умеренным климатом (до высоты 1800—2000 м сказывается влияние тропических муссонов), выше плохо выраженного пояса хвойных лесов находятся субальпийские леса из рододендронов. В долинах, где воздух и почвы очень влажные, вместе с рододендронами, достигающими 15-метровой высоты (например, *Rhododendron ar-*

Заросли высоких многолетних трав в высокогорье Центральной Европы.

На снимке видны цветущая розовыми цветками аденостилес чесночная (*Adenostyles alliariae*); невзрачный щавель альпийский (*Rumex alpinus*) с зелеными цветками; обильно покрытая железистыми волосками цицербита альпийская (*Cicerbita alpina*), у которой синие цветки; цветущий желтыми цветками крестовник дубравный (*Senecio nemorensis*) и образующий белые цветки лютик платанolistный (*Ranunculus platanifolius*, = *R. aconitifolius* var. *platanifolius*).



Сильно обводненная приледниковая долина в Высоких Татрах, в которой берега ручьев покрыты зарослями высокотравья.

По склонам долины — заросли горной сосны (*Pinus mugo*) и сосны кедровой европейской (*P. cembra*).

*boreum* и *Rh. grande*), растут магнолии и многие папоротники.

Для субальпийского высотного пояса характерны влажные, богатые питательными веществами почвы, на которых развивается высокотравье. Такими местобитаниями могут быть берега горных ручьев, тенистые ущелья, закрепившиеся осыпи, а также прогалины в лесах и криволесьях, где почвы содержат много гумуса. Как указывает само название этих растительных сообществ, они составлены высокими растениями. Вода переносит зачатки многих из них вниз по течению, поэтому их можно встретить также во влажных облесенных ущельях лесного пояса гор.

Особый интерес представляет так называемое гигантское высокотравье Кавказских гор, состоящее из огромных многолетних трав, в пышных зарослях которых может скрыться всадник на коне. Злаков в таких травостоях немного — очень высокие и обычно крупнолистные растения затеняют припочвенный ярус трав, препятствуя его развитию. Среди наиболее известных представителей гигантского высокотравья можно назвать трехметровый борец восточный (*Aconitum orientale*), встречающуюся также в Карпатах и Юго-Восточных Альпах телекию прекрасную (*Telekia speciosa*) (ее разводят как декоративное расте-







Вместе с горечавками бесстебельной (*Gentiana acaulis*) и весенней (*G. verna*) на альпийских луговинах растет и фиалка шпоровидная (*Viola calcarata*).

ние в Центральной Европе, где оно часто дичает) и борщевик Мантегацци (*Heracleum mantegazzianum*); отдельные экземпляры последнего местами выращивают в крупных парках и садах, располагая поодиночке (так называемые растения-солитеры). Некоторые другие из этих импозантных растений тоже стали украшать наши сады. То же можно сказать и о крупных многолетних травах Альп и Карпат, например о борце синем (*Aconitum napellus*), живокости высокой (*Delphinium elatum*), цицербите альпийской (*Cicerbita alpina*), аденостилес чесночной (*Adenostyles alliariae*), дороникуме австрийском (*Doronicum austriacum*), астранции крупной (*Astrantia major*), а также о лютике аконитолистном (*Ranunculus aconitifolius*) и ядовитой для скота чемерице белой (*Veratrum album*). Горечавку желтую (*Gentiana lutea*) следует причислить к высокотравью, хотя она и не всегда встречается в его зарослях. Из ее корневища получают горечь, применяемую в медицине.

Наиболее пологие склоны субальпийских высокогорных долин и богатые гумусом поймы текущих в них рек покрыты альпийскими лугами, которые используются преимущественно как пастбища и сенокосные угодья. В результате флористический состав их растительного покрова, видимо, изменился, в чем

повинны избирательное воздействие выпаса и избыточное удобрение сенокосных лугов. Интенсивный выпас приводит к преимущественному развитию нетребовательных к условиям существования и несъедобных для скота растений. Особенно обильно расселяются белоус торчащий (*Nardus stricta*), вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*) и можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis*). На склонах можно видеть так называемые коровьи тропы, они располагаются одна над другой подобно ступеням лестницы от постоянного передвижения скота.

Для некоторых ценных альпийских лугов, например для пастбищ с кульбабой, часто характерно присутствие растений, хорошо развивающихся при внесении удобрений; такие растения встречаются повсюду — от предгорных равнин до высокогорий. В горах распространена прежде всего кульбаба щетинистая (*Leontodon hispidus*); ее желтые соцветия-корзинки обуславливают общую окраску луга. Мятлик альпийский (*Poa alpina*) имеет большее значение, но не так бросается в глаза. Этот злак тоже распространен чуть ли не по всему миру; в горах его можно встретить почти повсеместно, а в наиболее высоко расположенных местообитаниях развиваются представители его «живородящей» разновидности (*P. alpina* var. *vivipara*), у которых в соцветиях образуются выводковые почки. Доминируя на пастбищах с кульбабой, этот вид представляет собой важнейшую часть их травостоя: кормовые достоинства мятлика альпийского очень высоки (10,6% белка, 3% жира).

Из других ценных кормовых растений назовем тимopheевку альпийскую (*Phleum alpinum*), трищетинник луговой (*Trisetum pratense*, = *T. flavescens*), подорожник альпийский (*Plantago alpina*) и лигустик мутеллиновый (*Ligusticum mutellina*).

Нетронутые луга еще сохранились в высокогорных долинах Западного Кавказа на высоте около 2000 м. Красочность этих луговых растительных сообществ, достигающих полуметровой высоты, объясняется присутствием в их флористическом составе трав, сопутствующих злакам: безвременника великолепного (*Colchicum speciosum*), рябчика широколистного (*Fritillaria latifolia*), герани лесной (*Geranium sylvaticum*), горечавки семираздельной (*Gentiana septemfida*), лилии однобратственной (*Lilium monadelphum*) и буквицы крупноцветковой (*Betonica grandiflora*, = *Stachys grandiflora*). Растущие близ ручьев высокие многолетние травы увеличивают видовое разнообразие. Обычно многочисленные экземпляры одного вида растут компактно и во время цветения образуют яркие пятна.

Говоря об этих флористически богатых сообществах травянистых растений, следует упомянуть и растительные сообщества избыточно удобренных, богатых азотистыми веществами местообитаний,



Горечавка желтая  
*Gentiana lutea*

Борец синий  
*Aconitum napellus*

Астранция  
крупная  
*Astrantia  
major*

Аденостилес  
чесночная  
*Adenostyles  
alliariae*

Цицербита  
альпийская  
*Cicerbita alpina*

Дороникум  
австрийский  
*Doronicum austriacum*

Чемерица  
белая  
*Veratrum album*

#### Растения зарослей высокотравья

то есть мест, где на альпийских пастбищах стада располагаются на отдых. Расселившиеся здесь растения скот не поедает. Характерным видом можно считать щавель альпийский (*Rumex alpinus*), нередко образующий чистые насаждения. Этот сорняк, от которого отказывается рогатый скот, в Альпах силосуют и зимой скармливают свиньям. Из сопутствующих щавелю альпийскому растений, предпочитающих почвы, богатые нитратами, упомянем крапиву двудомную (*Urtica dioica*), виды бутеня (*Chaerophyllum*) и борщевик обыкновенный (*Heracleum sphondylium*).

Но сырые местообитания не всегда заселены высокорослыми многолетними травами. Постоянно, орошаемые, часто покрытые мхами скалы, по которым стекает вода, заняты своеобразными альпийскими растительными сообществами, состоящими из ивы туполистной (*Salix retusa*), фиалки двухцветковой (*Viola biflora*), сверции многолетней (*Swertia perennis*), жирянки альпийской (*Pinguicula alpina*), тофилдии чашецветной (*Tofieldia calyculata*) и широко распространенного плаунка плауновидного (*Selaginella selaginoides*).

С затененными влажными местообитаниями контрастируют сухие, освещенные солнцем участки — крутые скалистые склоны. Вплоть до ореального высотного пояса могут встречаться такие безлесные светлые местообитания, на которых расселяются мелкие многолетние травы альпийского пояса, используя подходящие для жизни условия ниже расположенных высотных поясов. Этим, между прочим, объясняется широко распространенное представление о том, будто многие высоко ценимые представители альпийской флоры растут только на скалах, почти недоступных для человека. Сошлемся на эдельвейс альпийский (*Leontopodium alpinum*): на некоторых альпийских лугах он развивается столь обильно, что от него невозможно избавиться и при покосах.

Рассказывая о растительности даже в самых общих чертах, нельзя не упомянуть кустарниковые заросли из ольхи зеленой. Очень часто они тесно примыкают к зарослям высоких многолетних трав. Ареал ольхи зеленой (*Alnus viridis*) тянется от Альп

#### Растения альпийских лугов и берегов высокогорных ручьев



Рябчик широколистный  
*Fritillaria latifolia*



Горечавка  
семираздельная  
*Gentiana  
septemfida*



Тофилдия  
чашецветная  
*Tofieldia  
calyculata*

Безвременник  
великолепный  
*Colchicum speciosum*



Плаунок  
плауновидный  
*Selaginella  
selaginoides*

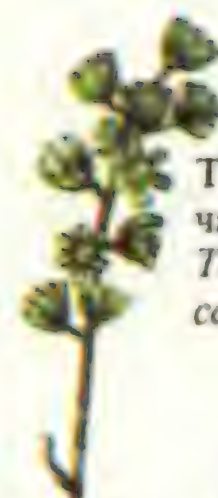


Герань лесная  
*Geranium sylvaticum*

Буквица  
крупноцветковая  
*Betonica  
grandiflora*



Фиалка двухцветковая  
*Viola biflora*



Ива туполистная  
*Salix retusa*



Сверция  
многолетняя  
*Swertia perennis*



Мятлик альпийский  
живородящий  
*Poa alpina var. vivipara*



Лилия однобратственная  
*Lilium monadelphum*





Горечавка  
весенняя  
*Gentiana verna*



Ива травянистая  
*Salix herbacea*

Астра альпийская  
*Aster alpinus*



Колокольчик  
альпийский  
*Campanula  
alpina*

Гравилат горный  
*Geum montanum*



Жирянка альпийская  
*Pinguicula alpina*



Лютик альпийский  
*Ranunculus alpestris*

Камнеломка  
метельчатая  
*Saxifraga  
paniculata*



Камнеломка  
серовато-голубая  
*Saxifraga caesia*



Лапчатка  
золотистая  
*Potentilla aurea*



Проломник карликовый  
*Androsace chamaejasme*



Осока крепкая  
*Carex firma*

Кольник  
округлый  
*Phyteuma  
orbiculare*



Мытник мутовчатый  
*Pedicularis verticillata*



через Северную Азию<sup>1</sup> в Северную Америку, но не доходит до Северной Европы и Западных Карпат. На влажных горных склонах, прежде всего на силикатных горных породах, ольха зеленая успешно соперничает с горной сосной и даже образует густые сомкнутые заросли, тоже способные препятствовать движению снежных и каменных лавин. Способность ольхи зеленой расти на рыхлых субстратах (щебнистых осыпях, аллювии горных потоков) и тем самым закреплять их, делает ее древесной породой, ценной для борьбы с эрозией. В ее зарослях развиваются многие крупные многолетние травы, а также подрост лиственницы, ели и европейской кедровой сосны.

**Альпийский пояс.** Поднимаясь еще выше и миновав растительные сообщества, в состав которых входят древесные породы, мы оказываемся в альпийском высотном поясе высокогорий. Все встречавшиеся нам до сих пор высотные пояса характеризовались местообитаниями и соответственно растительными сообществами, занимающими относительно большие площади. В альпийском же поясе местообитания меняются буквально на каждом шагу. Нашему взору открывается мозаичный ковер, состоящий из небольших по площади, но разнообразных растительных сообществ, который во время цветения трав становится столь красочным, что кажется непростительным идти по цветам этого удивительного сада, созданного природой среди камней. В отличие от сплошных, обширных лугов субальпийского пояса альпийские луговины прерываются скалами, каменными глыбами, камнями и щебнем. Растения здесь мельче; хорошо обнаруживается их альпийская низкорослость.

Для известняков характерна группа растительных сообществ, а именно флористически богатые сеслериевые луговины, покрывающие главным образом ступенчатые склоны. Здесь господствуют сеслерия голубая (*Sesleria coerulea*, = *S. varia*) и осока крепкая (*Carex firma*); последняя на участках, менее защищенных снежным покровом, образует осоковые луговины. Это растение с жесткими, колючими листьями, прижимающимися один к другому и образующими как бы подушку, обладает двумя морфологическими приспособлениями к существованию в альпийском поясе. Во-первых, это жесткие листья, особенности строения которых, позволяющие пере-



Снеговая долина, на которой хорошо видна коричневая зона, недавно освободившаяся от снега и заросшая мхом *Polytrichum sexangulare*

носить засушливые периоды, объясняются недостатком соединений азота в альпийских почвах. Во-вторых, это рост растения в виде подушки, у которой в сторону ветра обращена небольшая часть поверхности, а внутри подушки сохраняется особый микроклимат. Среди низкорослых растений таких луговин, разгороженных выступающими скалами, встречаются и другие растения-подушки — минуарция очитковидная (*Minuartia sedoides*) и камнеломка серовато-голубая (*Saxifraga caesia*). Имеется еще один способ приспособления к жизни в альпийском поясе — речь идет об образовании распростертых по поверхности почвы ветвей, как бывает, например, у двух широко распространенных кустарничков — дриады восьмилепестной (*Dryas octopetala*) и ивы сетчатой (*Salix reticulata*) (см. стр. 254). Но этим видовое разнообразие флоры альпийского пояса не исчерпывается. Из растений, встречающихся в Татрах, назовем, например, эдельвейс альпийский (*Leontopodium alpinum*), лютик альпийский (*Ranunculus alpestris*), цветущую желтыми цветками камнеломку жестколистную (*Saxifraga aizoides*), камнеломку метельчатую (*S. paniculata*), бискутеллу гладкую (*Biscutella laevigata*), горечавку весеннюю (*Gentiana verna*), жирянку альпийскую (*Pinguicula alpina*), молодило отпрысковое (*Sempervivum soboliferum*, = *Jovibarba sobolifera*) с сочными толстыми листьями, кольник округлый (*Phyteuma orbiculare*) и образующий выводковые почки горец живородящий (*Polygonum viviparum*). Осока крепкая поселяется также на рыхлом известняковом щебне, образующем пологие склоны. Но здесь растительный покров часто

<sup>1</sup> В восточных районах севера европейской части СССР, на севере Урала и Сибири распространен другой вид ольхи, близкий ольхе зеленой, — ольха кустарниковая (*Alnus fruticosa*).





Молодило  
паутинистое  
*Sempervivum  
arachnoideum*

Дороникум Клузия  
*Doronicum clusii*

Колокольчик  
крошечный  
*Campanula  
cochlearifolia*

Незабудочник карликовый  
*Eritrichium nanum*

Крупка  
вечнозеленая  
*Draba aizoides*

Мак аль-  
пийский  
*Papaver  
alpinum*

Родиола розовая  
*Rhodiola rosea*

бывает несплошным из-за подвижности субстрата (см. стр. 261).

На подобных местообитаниях, но зимой одетых относительно толстым снежным покровом, можно встретить луговины из сеслерии голубой, вместе с которой растут проломник карликовый (*Androsace chamaejasme*), мытник Эдера и мытник мутовчатый (*Pedicularis oederi* и *P. verticillata*) и астра альпийская (*Aster alpinus*). Преимущественно на этих луговинах, развивающихся на известняках, растет и горечавка Клузия (*Gentiana clusii*) с темно-синими цветками; с этим растением и с эдельвейсом обычно связывают представление об альпийской флоре. Не удивительно, что на этикетках флаконов с горечью (для медицинских целей) изображена цветущая горечавка Клузия, а не горечавка желтая, из которой на самом деле получают этот препарат.

Там, где граниты и известняки встречаются рядом, особенно бросается в глаза флористическая бедность растительных сообществ, развивающихся на силикатных горных породах. Если на местообитаниях с известковыми почвами образуются богатые видами сообщества луговин с господствующей осокой крепкой, то кислые, со скудным запасом питательных веществ силикатные породы покрыты однотонными, коричневато-красноватыми луговинами из ситника трехраздельного (*Juncus trifidus*) и сеслерии двурядной (*Sesleria disticha*). На местообитаниях, подвергающихся сильному воздействию ветра и слабо укрытых снегом зимой, растет преимущественно ситник. «Красные вершины» (Czerwone Wierchy) Татр получили свое название по красно-коричневой окраске быстро высыхающего после цветения ситника, обильные заросли которого хорошо видны из долин. Лишь немногие сопровождающие ситник и сеслерию виды встречаются в этих растительных сообществах: колокольчик альпийский (*Campanula alpina*), лапчатка золотистая (*Potentilla aurea*), прострел весенний (*Pulsatilla vernalis*), ястребинка альпийская (*Hieracium alpinum*), гравилат горный (*Geum montanum*) и маленькая орхидея — пололепестник зеленый (*Coeloglossum viride*). О пестром цветущем ковре здесь не может быть и речи. В других европейских высокогорьях растения этих видов растут вместе с осокой искривленной (*Carex curvula*). Однако луговины из этой осоки развиваются на менее освещаемых солнцем местообитаниях, чем луговины из ситника в Западных Карпатах.

Уже в альпийском высотном поясе имеются места, где снег либо не тает совсем, либо сходит очень поздно. Такая картина наблюдается на холодных

Растения щебнистых осыпей и трещин скал



северных склонах гор или в местообитаниях, где рельеф создает неблагоприятные для растений условия. Здесь в сильно увлажняемых талыми водами впадинах на кислых почвах, содержащих сырой (грубый) гумус, произрастают сообщества так называемых снеговых долин. Самый короткий вегетационный период у листовенного мха *Polytrichum sexangulare* и печеночного мха *Anthelia juratzkyana*, развивающихся у кромки снежного покрова на участках, которые освобождаются от снега лишь в июле; эти мхи образуют биоценоз вместе с грибами.

За коричневатыми лужайками, для которых типичен листовенный мох, следует зона ивы травянистой (*Salix herbacea*); здесь бесснежный период (см. стр. 260) длится 6—8 недель. Побеги этой ползучей ивы растут внутри богатого гумусом субстрата, наружу выходят только их верхушки с листьями. Если период, когда снега нет, оказывается несколько большим, то к иве травянистой прибавляется еще несколько видов растений, которые тоже начинают подготовку к развитию еще под снежным покровом и трогаются в рост через несколько дней после того, как сходит снег. Такой способностью обладают, в частности, сушеница приземистая (*Gnaphalium supinum*), сольданелла крошечная (*Soldanella pusilla*), лигустикум мутеллиновый (*Ligusticum mutellina*), манжетка пятилистная (*Alchemilla pentaphyllea*) и сиббальдия распростертая (*Sibbaldia procumbens*). Самый наружный, дольше всего свободный от снега край снеговой долинки заселяется осокой искривленной, среди которой часто можно видеть небольшие вкрапления куртинок первоцвета маленького (*Primula minima*).

Главным образом в альпийском высотном поясе встречаются участки щебня, на которых растения расположены редко, так как рыхлый, часто подвижный щебень препятствует развитию сомкнутого растительного покрова. Такие щебнистые осыпи заселяются растениями-пионерами, обладающими большими регенерационными возможностями. Эти возможности реализуются, когда подвижный субстрат наносит растениям повреждения; не удивительно поэтому, что обитающие на щебне растения имеют мощные, глубоко уходящие корневые системы. Здесь мы снова сталкиваемся с различиями во флористическом составе растений, развивающихся на известняковом и на кремнистом (силикатном) щебне. Из видов, живущих на известняке, назовем лишь мак альпийский (*Papaver alpinum*), резуху альпийскую (*Arabis alpina*), двусемянник альпийский (*Hutchinsia alpina*) и родиолу розовую (*Rhodiola rosea*). На влажном кремнистом щебне образуется кислочниковое растительное сообщество, в котором господствует кислочник двухстолбчатый (*Oxyria digyna*). Кроме того, здесь встречаются дороникум Клузия



Сильно расчлененные и ярко окрашенные талломы коркового лишайника *Rhizocarpon geographicum*

(*Doronicum clusii*) и ситник трехраздельный (*Juncus trifidus*).

У подножий скалистых склонов часто имеются осыпи и конусы выноса щебня; по некоторым из них можно подниматься лишь с трудом. Но если взглянуть с них на крутые обрывы, то обнаруживается, что едва ли найдутся ниши, трещины в скалах или выступы, на которых не было бы растений. Такие местообитания заняты преимущественно растениями-подушками. На известняках, например, растут проломник швейцарский (*Androsace helvetica*), миуарция очитковидная (*Minuartia sedoides*) и камнеломка серовато-голубая (*Saxifraga caesia*). К растениям, обитающим в трещинах скал, относятся также плотно прижимающийся к субстрату розетками сукулентных листьев первоцвет золотистый (*Primula auricula*) и астрагалы (*Astragalus*); они глубоко внедряются в трещины длинными главными корнями стержневой корневой системы. Кроме того, на известняковых скалах растут камнеломки (*Saxifraga paniculata* и *S. cotyledon*), колокольчик крошечный (*Campanula cochleariifolia*, = *C. pusilla*), крупки (*Draba aizoides* и *D. tomentosa*) и растущая только в трещинах скал лапчатка стеблевая (*Potentilla caulescens*).

Скалам из силикатных горных пород тоже присуща примечательная флора, в составе которой встречаются те же роды, что и во флоре известняковых скал, но представленные другими видами (так называемый викаризм). Примеры тому — проломник многоцветковый (*Androsace vandellii*), крупка сомнительная (*Draba dubia*), молодило паутинистое (*Sempervivum arachnoideum*) и полынь мутеллиновая



(*Artemisia mutellina*). Жемчужина высокогорий — незабудочник карликовый (*Eritrichium nanum*), растущий в трещинах скал верхней части альпийского (вплоть до нивального) пояса.

Растительность субальпийского и альпийского высотных поясов высокогорий, находящихся в умеренных широтах всех континентов, обнаруживает черты сходства, несмотря на различия в видовом составе. Так, в высокогорьях западной части Северной Америки (Скалистые горы, Каскадные горы, Сьерра-Невада) имеются растительные сообщества, которые можно считать подобными европейским альпийским луговинам. Как там, так и здесь растения не образуют сомкнутого покрова. Такие же аналогии можно провести и в отношении других растительных сообществ, причем сходство последних проявляется не только во внешнем облике (например, в облике зарослей многолетних высоких трав или сообществ снеговых долин), но и в родственных связях входящих в их состав видов (чаще всего речь идет о других видах тех же родов, что представлены и в европейских высокогорьях).

Флористически очень богаты и альпийские луговины Гималаев, примыкающие на высоте 4000—5000 м к зарослям рододендронов и березовым лесам субальпийского высотного пояса. В Западных Гималаях особенно примечательна тесная родственная связь встречающихся там видов с видами европейских высокогорий. Поэтому не кажется удивительным, что некоторые гималайские виды эдельвейса (род *Leontopodium*) заменяют на альпийских горках наших ботанических садов альпийский эдельвейс.

**Нивальный пояс.** Как и все другие высотные пояса, нивальный пояс можно охарактеризовать климатически, поскольку начинается он от границы вечных снегов, положение которой обусловлено климатом. Но в зависимости от крутизны склонов эта граница может располагаться значительно выше, поэтому здесь еще остается место для существования растений. Однако, чем выше скалы, тем меньше на них цветковых растений. Одно из самых высоко встречающихся — лютик снежный (*Ranunculus glacialis*), обнаруженный на высоте 4275 м.

Если не принимать во внимание немногие виды покрытосеменных, нивальный высотный пояс можно считать царством низших растений, а именно лишайников, яркими пятнами расцветивающих гладкие поверхности скал. Лишайник *Rhizocarpon geographicum* пестрым рисунком, напоминающим географическую карту, покрывает глыбы гранита уже в альпийском поясе. Его зеленовато-желтый таллом пересекают черные линии, а апотенции (вместилища, в которых образуются споры) в виде черных точек напоминают обозначения населенных пунктов.

## Растительность высокогорий тропиков

Едва ли можно сравнить высотные пояса гор, находящихся в средних широтах, с поясами гор тропиков, настолько различны их климатические условия и флористический состав растительного покрова. Поэтому о растительности тропических высокогорий мы расскажем отдельно. Ограничимся рассмотрением трех широко распространенных, климатически обусловленных растительных формаций: горного леса, растущего на уровне облаков, парамо и пуны, а в качестве примеров изберем южноамериканские Анды и высокогорья Восточной Африки (Килиманджаро, Рувензори, горный массив Кения).

**Лес на уровне облаков.** Примерно до высоты 1000 м растительный покров гор не отличается от покрова предгорных низменных равнин. Лишь выше температуры начинают заметно снижаться, и, поднявшись на высоту 1200 м, мы достигнем нижней границы слоя облаков (верхняя граница находится примерно на высоте 3000 м). Время и продолжительность периодов засухи и дождей, расположение горных склонов на наветренной или подветренной стороне оказывают очень сильное влияние на положение границ облачного слоя. Воздух здесь почти всегда насыщен водяным паром. Туманы задерживают поступление и излучение тепла, поэтому изменения температуры в течение суток очень незначительны. По горным склонам, находящимся на наветренной стороне, поднимаются влажные дождевые леса, флористический состав которых меняется по мере снижения температуры. В этих случаях говорят о горных влажных лесах (см. стр. 105).

В постоянно одетых туманом высокогорных областях развивается особая форма горных влажных лесов, называемая «облачным лесом» или горным лесом на уровне облаков. Тропические горные леса, находящиеся на уровне облаков, отличаются от тропических влажных лесов низменностей большим присутствием древовидных папоротников (например, представителей родов *Cyathea*, *Alsophila*). Наряду с местами непроходимыми зарослями бамбуков и многолетними крупнолистными травянистыми растениями (такими, как виды родов *Dunnea*, *Oreopanax* и *Schefflera*) древовидные папоротники во всех тропических высокогорьях очень типичны для этого прохладного с умеренным климатом горного пояса, где солнечные лучи лишь изредка пробиваются сквозь облака. Повсюду бросается в глаза обилие эпифитов; среди них сначала еще преобладают цветковые растения (например, орхидеи), а выше в горах их вытесняют нежные папоротники из семейства тон-



колистниковых (Hymenophyllaceae), мхи и лишайники (например, *Usnea*). На почве обильно развиваются мхи, особенно сфагновые (*Sphagnum*), вместе с лишайниками, плаунками (виды *Seleginella*) и отмершими остатками растений заполняющие промежутки между переплетающимися стеблями и корнями.

«Удивительно красивые древовидные папоротники, изящные розетки эпифитных тилландсий, тонкие, грациозно изогнутые стебли бамбуков, вершины которых, увенчанные пучками длинных листьев, свешиваются вниз и напоминают искусно сплетенные гирлянды, — все это внезапно открывается глазу в мрачном, пронизанном туманом растительном хаосе мелколесья. Заросли кустарников радуют глаз множеством цветков, красной или желтой окраской молодых побегов, зеркальным блеском листвы». Такими словами немецкий ботаник А. Вебербауэр описал свои впечатления о субальпийском горном лесе, называемом в Перу «бровью леса» (*Seja de la montaña*), о котором мы вскользь упоминали на стр. 94, рассказывая о тропических влажных лесах.

На высотах 2000—3500 м всех высокогорий, находящихся в тропиках, можно встретить жестколистные растения. К их числу относятся не только представители семейства вересковых, всегда обна-

*Espeletia hartwegiana* — вид, характерный для растительных сообществ парамо в южноамериканских Андах



Растительное сообщество пуны со злаками ичу в одной из высокогорных долин в Андах

руживаемые в высотном поясе, где проходит граница распространения леса, — в Андах и в Африке растут также разные виды ногоплодника (*Podocarpus*), рода голосеменных растений с жесткими, узкими, но непохожими на хвоинки листьями. В кустарниковых сообществах высокогорий Восточной Африки господствует ерика древовидная (*Erica arborea*), обычно достигающая высоты 5—10, а при благоприятных условиях и 15 м. Для этих мелколесий типична также *Hagenia abyssinica* — древовидный представитель семейства розовых; своей кривоствольностью это растение подчеркивает субальпийский характер растительного сообщества.

**Парамо.** Еще выше в горах участки кустарниковых зарослей чередуются с участками, покрытыми злаками; примерно на высоте 3600 м начинается господство только злаков. Такие горные травостои из злаков называют парамо; особенно типичны они для плоскогорий экваториальных Анд. Здесь температуры относительно низкие, а осадки обильные, происходит активное накопление гумуса, а нередко образуются и болота с торфяными мхами (виды *Sphag-*





Встречающееся в Андах и хорошо заметное издалека стройное древовидное растение из семейства бромелиевых — *Ruya raimondii* — возвышается среди дерновинных злаков с жесткими, как щетина, листьями.

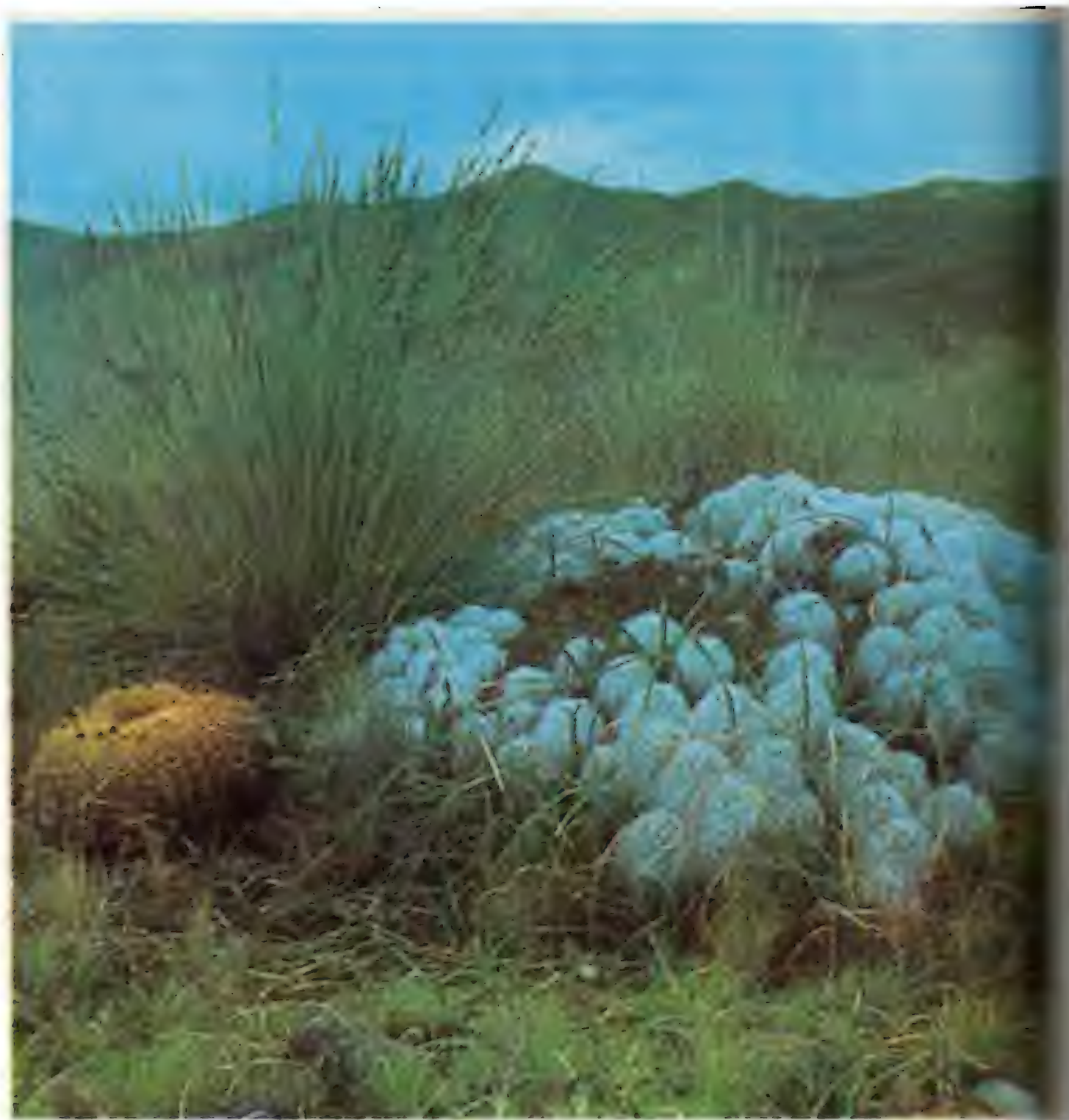
нит). Почва одета сомкнутым растительным покровом из так называемых туссоковых (образующих кочки) злаков. Он состоит из растущих плотными кустами узколистных злаков (например, *Calamagrostis rigida*), между которыми развиваются низкие травы.

На внешний вид растительных сообществ парамонакладывают свой отпечаток и характерные представители семейства сложноцветных. В Андах это виды рода *Espeletia*; их стебли, достигающие 5-метровой высоты, увенчаны розетками мечевидных, длиной в руку, густо опушенных листьев. К этому семейству относятся и типичные растения с неразветвленными или слабо ветвящимися голыми стеб-

лями и пучками листьев на концах, например африканские гигантские крестовники (короткостебельный *Senecio brassica* и толстостебельный *Senecio keniodendron*, растущие в горном массиве Кения). Внешне похожие на них гигантские лобелии (например, *Lobelia deckenii*, встречающаяся на Килиманджаро, и *L. bequaertii*, растущая на Рувензори) относятся к семейству колокольчиковых<sup>1</sup>. Образование листьев, собранных в крупные розетки, — приспособление, позволяющее переносить низкие ночные температуры. Наружные листья розетки могут погибать вверх, благодаря чему вокруг верхушечной почки отгораживается пространство, в котором температуры не опускаются ниже нулевой. Эти древовидные растения не образуют особого растительного сообщества. Обычно они встречаются во влажных местобитаниях на значительных расстояниях одно от

<sup>1</sup> Сейчас род *Lobelia* принято считать типовым родом особого семейства лобелиевых (Lobeliaceae), входящего в порядок колокольчиковых; к последнему относят и семейство колокольчиковых (Campanulaceae).

Кактусы *Tephrocactus floccosus* и *Oroya suboculata*, растущие в высокогорьях Анд там, где климат сходен с климатом пустынь





другого; местами их можно видеть и в зарослях кустарников.

Не менее своеобразно выглядят растения сообществ парамо, называемые «пушистыми свечами», с компактными, сильно опушенными цилиндрическими соцветиями; таков, например, южноамериканский люпин лисохвостовидный (*Lupinus alopecuroides*).

На более высоких и сухих местообитаниях появляются растения-подушки и многолетние короткостебельные, образующие прикорневые розетки листьев травы; они селятся прежде всего на скалистых участках и встречаются вплоть до кромки вечных снегов. Широко распространенные в Андах растения-подушки представлены целым рядом видов, относящихся главным образом к родам *Plantago*, *Pycnophyllum*, *Werneria* и *Azorella*. По внешнему виду этих «мягких» округлых подушек не скажешь, что внутри они жесткие и одревесневшие. Население этих безлесных районов весьма ценит их как топливо.

**Пуна.** На некотором удалении от экватора в Андах находятся области, где осадки выпадают летом, а климат обширных плоскогорий становится к югу все более сухим. На этих территориях (от северных районов Перу до северных районов Чили) благоприятному развитию растений препятствуют сильные ветры и значительные суточные колебания температуры (до 50°C). Там развиваются растительные сообщества типа пустынных, называемые пуной. На плоскогорьях доминируют сообщества из растущих на некоторых расстояниях одна от другой дерновин («кустов») жестколистных злаков полуметровой высоты; для их обозначения индейцы пользуются собирательным названием «ичу». Но речь идет о представителях разных родов злаков, например о *Festuca scirpifolia*, *Calamagrostis rigida* и *Stipa ichu*. Между злаками встречаются кактусы, большинство из них растет в виде высоких куполообразных подушек, защищенных от воздействия низких температур и ветра длинными, густыми волосками. Уже издали, словно снежные пятна, хорошо заметны опушенные белыми волосками подушки *Tephrocactus floccosus* (см. рисунок), а огненно-красные цветки *T. pentlandii* или желтые от опушения подушки *T. lagopus* вносят в ландшафт яркие краски. В пуно часто встречается кустарник, называемый тола (*Lepidophyllum quadrangulare*); вместе с кактусами и злаками он образует на пологих склонах особую формацию — толу, или сухую пуно.

Однообразие окраски — один из характерных признаков пуны. Даже там, где нет господства туссоко-





вых злаков и толы, мозаика из растений-подушек и многолетних трав, образующих прикорневые розетки листьев, лишь слегка оживляет ландшафт. Только очень немногие многолетние травы пуны образуют крупные, ярко окрашенные цветки, что, как мы уже знаем, свойственно многим растениям высокогорий умеренных широт. В лучшем случае травы пуны привлекают внимание разной окраской более или менее обильно опушенных листьев (например, *Geranium sessiliflorum*).

Примечательно, что в Андах на высоте 4600—4700 м на тонкозернистых субстратах растения не живут, хотя влажность бывает достаточной. На скалистых же местообитаниях представители многих видов растут, поднимаясь вплоть до кромки вечных снегов (примерно до 5200 м). Жесткие подушки *Azorella diapensioides* и других видов, уродливые кустики *Polylepis* и злаки ичу местами рассеяны по недоступным человеку скалам. Стройные, броские

растения из семейства бромелиевых, такие, как 10-метровая *Puya raimondii* или еще более высокая *Pouretia gigantea* (высотой до 15 м), огромными свечами возвышаются на поросших злаками склонах.

В других тропических высокогорьях с аналогичными климатическими условиями встречаются подобные же растительные сообщества. В высокогорьях Восточной Африки рост в виде подушек свойствен прежде всего представителям рода цмин, или бессмертник (*Helichrysum*). Из дерновинных злаков следует упомянуть *Festuca kilimanjarica* и характерный для африканских высокогорий род *Pentastichis*.

Как и в высокогорьях умеренных широт, в горах тропиков лишайники оказываются последними растениями наиболее высоких мест. На Килиманджаро на высоте 5800 м, в какой-нибудь сотне метров от вершины, еще растет лишайник *Amphiloma elegans*.



# Растительный мир моря

Море — величайшееместилище жизни на нашей планете. Свыше 71% поверхности земного шара покрыто океанами и морями. Важность многообразных взаимосвязей между морем, атмосферой и суши признана давно. Но наиболее интенсивное исследование морей началось лишь в XX в. Вместе с тем получению первых важных сведений о распространении живых организмов в разных частях Мирового океана мы обязаны мореплавателям прошлых столетий. Уже в отчетах натуралиста И. Г. А. Форстера, сопровождавшего Джеймса Кука в его втором кругосветном путешествии на корабле «Резольюшн» (1772—1775 гг.), содержатся первые сведения о причинах свечения моря, а также описание коралловых рифов Тихого океана. В 1815—1818 гг. кругосветное путешествие совершил русский корабль «Рюрик». Его капитан О. Е. Коцебу впервые в истории изучения морей провел фотометрические исследования, а немецкий писатель и ученый-естествоиспытатель А. Шамиссо, принимавший участие в этом путешествии, описал животный и растительный мир открытого океана. Дальнейшее развитие биологических исследований морей и океанов связано с такими знаменитыми именами, как Ч. Дарвин, К. Г. Эренберг, Э. Форбс, Дж. Меррей, В. Гензен, Э. Геккель, Й. Рейнке, и многими другими.

Если в XVIII—XIX столетиях ученые занимались главным образом выявлением видового состава и распространения растений и животных в морях и океанах, то позднее на передний план вышли вопросы, связанные с определением количества морских организмов и его зависимости от факторов окружающей среды. Вскоре оказалось, что имеющееся оборудование не позволяет получить ответы на возникавшие вопросы. Были основаны специальные институты и спущены на воду научно-исследовательские суда. Главная задача современных исследований заключается в наиболее полном изучении морей и океанов и освоении их природных богатств. Выявление биологических ресурсов моря приобретает особое значение. До сих пор основной формой использования морских богатств остается рыболовство. Сейчас во многих странах изучают продуктивность морей. При этом большое внимание уделяется морским растениям — от их «урожая» зависит питание всех морских животных. В процессе накопления органи-

ческих веществ растения играют в море ту же роль, что и на суше. Из неорганических веществ — углекислоты и воды — они, используя энергию солнечного света, синтезируют углеводы, а затем белки, жиры, витамины и другие органические соединения. Эти вещества, выработанные растениями, пройдя через пищевую цепь и претерпев разнообразные превращения, могут быть извлечены из моря в виде улова рыбы.

В предыдущих разделах книги мы уже неоднократно говорили о воздействии человека на естественный растительный покров. Уже столетия назад люди научились использовать очень многие растения для своих нужд и тем самым влияли на окружающие их растительные сообщества, изменяя их. В морях же это влияние проявилось гораздо слабее, ибо человек до сих пор использует лишь немногие морские растения. Не удивительно и то, что большинство из нас почти не знает растения, обитающие в море. Одну из причин этого, пожалуй, можно усмотреть в том, что Мировой океан заселен совершенно иными растениями, чем те, что обитают на суше. Если растительный покров земной суши образован преимущественно высшими растениями, то среди морских растений преобладают водоросли. Всего около 40 из 30 000 видов растений, встречающихся в морях, представляют отдел цветковых растений; все они принадлежат классу однодольных и известны под названием «морская трава». Мхов и папоротников в морях нет. Водоросли не обнаруживают расчленения тела на корни, стебли и листья — основные органы высших растений. Однако морфологически они весьма разнообразны. Сошлемся хотя бы на их размеры: мелкие одноклеточные формы измеряются тысячными долями миллиметра, тогда как гигантские бурые водоросли тропических морей могут достигать более чем 100-метровой длины.

Неспециалисту, вероятно, трудно даже вообразить, сколь велико многообразие населяющих море растительных организмов и сколь плотно они заселяют разные участки его толщи. Простому наблюдателю, прогуливающемуся по берегу моря в полосе прибоя, прежде всего бросаются в глаза лишь выброшенные на берег крупные водоросли: фукусы пузырчатый и пальчатый, делессерия и многометровые шнуры хорды. (Большее впечатление произ-



водит знакомство с морскими растениями, если плыть под водой в маске и с дыхательной трубкой.) Такие весьма поверхностные наблюдения могут привести к выводу, будто важнейшими производителями органических веществ в море оказываются именно крупные водоросли. На самом же деле крупные водоросли заселяют очень ограниченную часть Мирового океана. Поскольку они должны прикрепляться к твердому грунту, их можно встретить только у скалистых и каменистых морских берегов. Они не могут поселяться в прибрежных водах там, где берега песчаные или илистые. Кроме того, количество света, необходимое для их развития, они могут получить только на относительно небольших глубинах, самое большое на глубине до 150 м.

Однако на долю морских мелководий, где глубина не превышает 200 м, приходится всего около 7,8% площади Мирового океана. Это означает, что большую часть растительного мира морей и океанов представляют свободно парящие в воде мелкие водоросли. Согласно подсчетам, годовая продуктивность крупных водорослей характеризуется величиной  $0,2 \cdot 10^9$  т, а планктонных водорослей, живущих в открытом океане, —  $550 \cdot 10^9$  т сырого веса. Чтобы оценить значение свободно парящих в воде водорослей, остановимся на этой группе организмов подробнее.

## Подвижный мир планктона

Понятие «планктон» в 1887 г. ввел гидробиолог Виктор Гензен для обозначения всех живых существ, которые свободно парят в толще воды и могут быть перемещены морскими течениями. Термин ведет свое происхождение от греческого слова, обозначающего «блуждающий» или «дрейфующий» (как в «Одиссее» Гомера).

Как полагают, о существовании планктона известно уже несколько столетий. Так, еще Антон Левенгук (1632—1723) описал некоторые планктонные организмы, которые он наблюдал при проведении исследований с помощью микроскопа. А Чарлз Дарвин (1809—1882) во время путешествия на корабле «Бигль» (1831—1836) применял сеть из тонкого газа с крупными просветами для сбора планктонных организмов. Однако эти его исследования не были опубликованы, поэтому изобретателем планктонной сети считают немецкого естествоиспытателя Иоганнеса Мюллера (1801—1858). В 1845 г. по его заказу из тончайшего шелкового газа, применявшегося и в наши дни на мельницах для просеивания муки, была изготовлена сеть конической формы, через которую он пропускал зачерпнутую воду. Позднее Мюллер стал буксировать такую сеть в воде за движущимся

кораблем: таким способом он хотел собрать лишь личинки иглокожих и был изумлен разнообразием форм, которое обнаружил под микроскопом. С тех пор планктонные сети из «мюллеровского» газа составляют важнейшую часть оборудования, используемого при изучении планктона. Новое направление научных исследований вскоре нашло многих приверженцев. Эрнст Геккель (1834—1919), следуя совету Иоганнеса Мюллера, посвятил свою научную деятельность этому разделу биологии моря и остался ему верен до конца своих дней. В 1872—1876 гг., еще до того, как В. Гензен ввел в науку понятие «планктон», корабль «Челленджер» совершил кругосветное плавание для изучения жизни моря, причем исследованию планктона отводилось большое место. С тех пор о планктоне было получено множество ценных сведений, заслуживающих того, чтобы познакомиться с ними поближе.

В состав планктона входят как животные (зоопланктон), так и растительные (фитопланктон) организмы. Критерии для подразделения их на разные группы в зависимости от размеров были выбраны произвольно. Все организмы, которые можно различить в воде невооруженным глазом, принято счи-

*Планктонная сеть на борту научно-исследовательского судна*





тать макропланктоном. Помимо многих известных животных, таких, как медузы, сальпы и мелкие рачки, сюда относят саргассовые водоросли (из отдела бурых водорослей), свободно плавающие у поверхности воды в Саргассовом море. Формы, которые можно извлечь из воды, пропуская ее через планктонную сеть с мелкими просветами, и которые имеют размеры 20—500 мкм, называют микропланктоном. Эту группу нередко именуют также «сетевым» планктоном. Под названием «нанопланктон» объединяют организмы, которые можно извлечь из пробы воды только с помощью центрифуги. Их размеры составляют 5—20 мкм. И наконец, к группе ультрапланктона относят организмы, не превышающие 5 мкм.

Морской фитопланктон состоит из представителей немногих крупных систематических групп водорослей. Повсеместно в морях большую роль играют кремнистые, или диатомовые, водоросли (диатомеи), в прохладных и холодных морях они даже доминируют. Панцирь их клеточной оболочки состоит из двуокиси кремния (кремнезема). Клеточная оболочка представляет собой как бы коробочку из двух частей (створок), одна из них — эпитека, — словно крышка, охватывает другую — гипотеку. Как общая форма створок, так и присущие им многочисленные поры, щели, ряды шипиков и другие мельчайшие скульптурные элементы специфически характерны для разных диатомей. Поэтому систематика диатомей — это систематика створок их клеток.

Среди диатомовых водорослей имеются радиально-симметричные, внешне округлые, эллиптические или многоугольные формы с радиально расположенными на створках структурными элементами; это группа центрических диатомей (класс *Centrophyceae*). Но существуют также продолговатые бисимметричные формы, у которых скульптурные элементы на панцирях расположены перисто; это пеннатные диатомеи (класс *Pennatophyceae*). В отличие от водоемов с пресными водами океаны характеризуются преобладанием центрических диатомовых водорослей. Общее число видов диатомей Мирового океана оценивается в 11 000—14 000. Разные диатомовые водоросли предъявляют разные требования к освещенности, и в соответствии с этим в открытом океане они могут образовывать как сообщества, существующие у поверхности воды, в состав которых входят виды родов *Chaetoceros* и *Rhizosolenia*, так и более глубоководные сообщества, состоящие из представителей родов *Planctoniella*, *Skeletonema*, *Streptotheca*, *Cerataulina*, *Caudaria* и *Asteromphalus*. Некоторые формы входят в состав только прибрежного планктона. Их распространение называют неритическим (прибрежным). Многие диатомовые водоросли в качестве запасных питательных веществ образуют жирные масла, что облегчает им парение в воде.



Крупные водоросли (виды *Fucus*) при отливах образуют на берегу моря большие валы

Диатомеи существуют в морях с мелового периода. Из их оболочек возникли мощнейшие морские донные отложения. Эти ископаемые панцири исключительно ценны для геологических исследований, так как позволяют определять геологический возраст осадочных пород.

Наряду с диатомовыми водорослями в морском планктоне очень обильны динофлагелляты, или динофитовые. Эта группа водорослей очень богата формами; кроме «голых» форм к ней относятся и такие, клеточная оболочка которых состоит из многоугольных пористых целлюлозных пластинок. Такие водоросли называют панцирными флагеллятами. Часто они обладают длинными отростками (например, *Ceratium*), выростами в виде каемок или воротничков (*Ornithocercus*, *Dinophysis*), которые не только их украшают, но и облегчают парение в толще воды. Все они имеют по два различно устроенных жгутика. Эти жгутики — продольный и поперечный — находятся соответственно в продольной и поперечной бороздках. Наибольшего разнообразия динофлагелляты достигают в относительно теплых водах. Там у берегов они образуют настолько обильные скопления, что по их характерной красно-коричневой окраске приливы называют красными (red tides). Чаще всего встречаются *Exuviella baltica* и *Prorocentrum micans*. Эти организмы способны вы-



*Coscinosira polychorda**Ceratocoris fusus**Dinophysis acuta**Peridinium divergens**Noctiluca miliaris**Biddulphia aurita**Ceratium longipes*

Типичные планктонные морские растения и животные

делять ядовитые вещества, вызывающие гибель рыбы. Многие динофлагелляты бесцветны и не способны фотосинтезировать. Они питаются, как и простейшие животные, мельчайшими органическими частицами или растворенными в воде органическими веществами.

Некоторые динофлагелляты обладают способностью к люминесценции и вызывают так называемое свечение моря. Самый обычный люминесцирующий вид — ночесветка *Noctiluca scintillans* (= *N. miliaris*). Она имеет форму шара диаметром до 2 мм. Ночесветки предпочитают теплые моря, но нередко встречаются и в Северном море. Способностью люминесцировать обладают также виды родов *Peridinium*, *Ceratium* и *Gonyaulax*. Свечение моря давно привлекало внимание и удивляло мореплавателей и гидробиологов. Эту группу динофлагеллят называют также Pyrrophyta, то есть огненные водоросли.

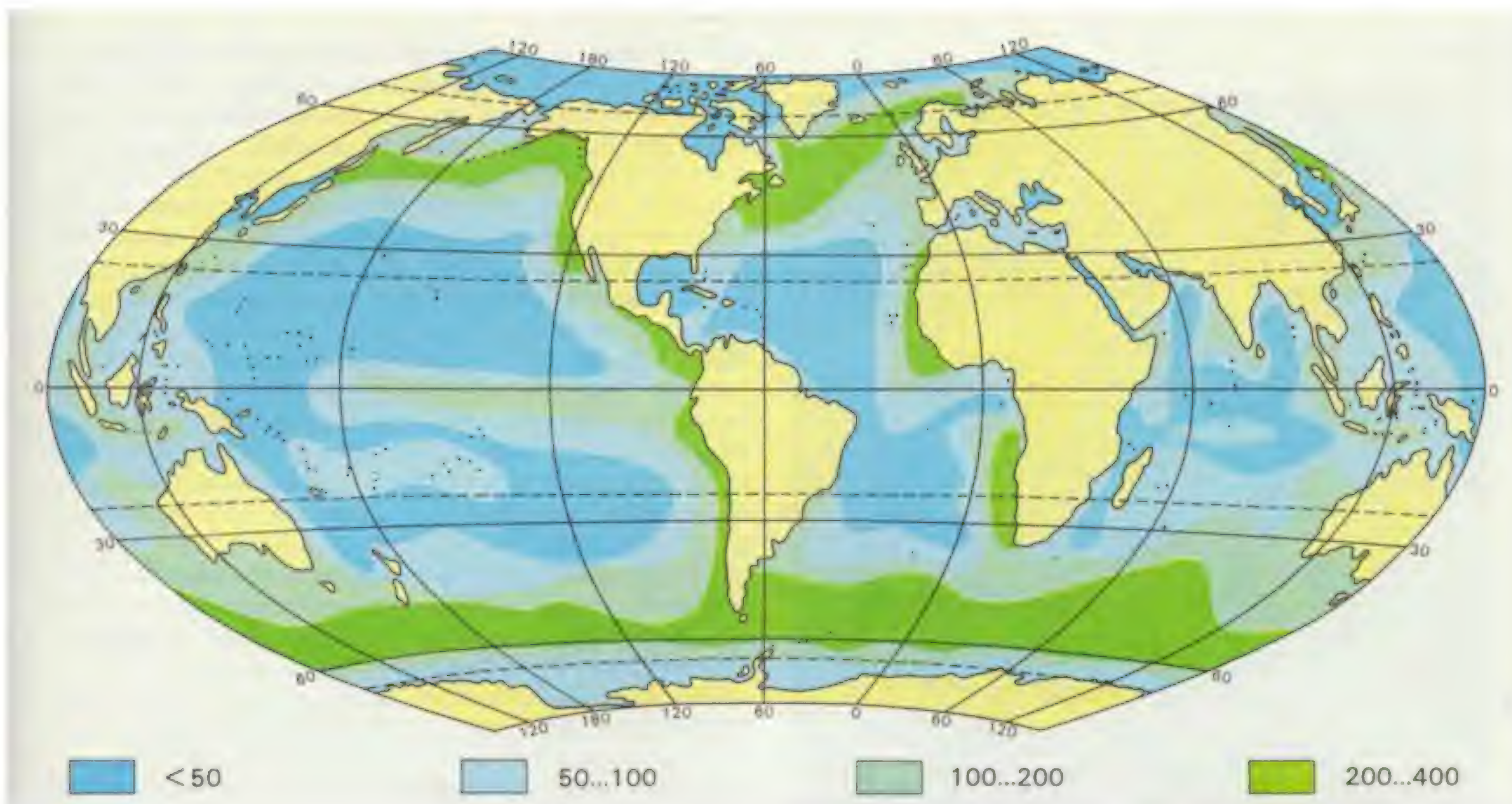
Следующую важную группу планктонных растительных организмов представляют собой кокколи-

тофоровые водоросли (Coccolithophoridae). Речь идет об очень мелких подвижных организмах, большинство которых следует отнести к нанопланктону. Размеры многих представителей этой группы составляют 5—15 мкм, то есть не превышают размеров красной клетки крови — эритроцита. На мембране, одевающей цитоплазму клетки, находятся многочисленные известковые щитки (кокколиты), форма которых у разных видов разная. Различают дисковидные, чашевидные, шиповидные и булавовидные кокколиты. Структуру этих образований удалось выявить только с помощью электронного микроскопа. Большинство кокколитофоровых водорослей живет в умеренно теплых и теплых морях. Самый обычный вид — *Coccolithus huxleyi* — широко распространен как вблизи морских побережий, так и далеко от них; иногда он образует столь плотные скопления, что в 1 л морской воды можно насчитать миллионы экземпляров. *Pontosphaera huxleyi* встречается преимущественно в умеренно теплых водах, а *Coccolithus pelagicus* предпочитает холодные моря. *C. fragilis* был обнаружен даже на глубинах до 4000 м. Вероятно, на такой глубине, куда не проникает солнечный свет, водоросли питаются гетеротрофно, то есть проникающими туда органическими веществами. Насыщенность морской воды кокколитофоровыми водорослями может быть исключительно высокой; содержание их от нескольких тысяч до 30 млн. в 1 л не редкость. Кокколиты давно были обнаружены в известковых морских отложениях; они составляют существенную часть мела, которым пишут на классной доске.

Представители других систематических групп водорослей в составе планктона Мирового океана играют подчиненную роль. Это свидетельствует о том, что именно те водоросли, которые господствуют в пресных водах (а некоторые из них вызывают нежелательное цветение воды), в океане встречаются редко или вовсе отсутствуют. Так, зеленые водоросли представлены в морском планктоне лишь немногими видами, например *Halosphaera viridis*, а сине-зеленые водоросли — видами рода *Trichodesmium*. Вид *T. erythraeum* может придавать интенсивную красную окраску воде в тропических морях; ему-то и обязано своим названием Красное море.

Давно отмечено, что одни планктонные организмы обнаруживаются только в теплых, другие — только в холодных морях. Кроме того, распространение одних форм ограничено исключительно прибрежными водами, а других — водами, удаленными от морских берегов. Действительно, разные районы морей характеризуются присущим лишь им планктоном, и уже издавна планктонные организмы (планктеры) использовались в качестве тест-объектов при изучении направления морских течений. Так, напри-





*Первичная продукция фитопланктона (в граммах углерода на 1 м<sup>2</sup> в год) как показатель продуктивности разных регионов Мирового океана*

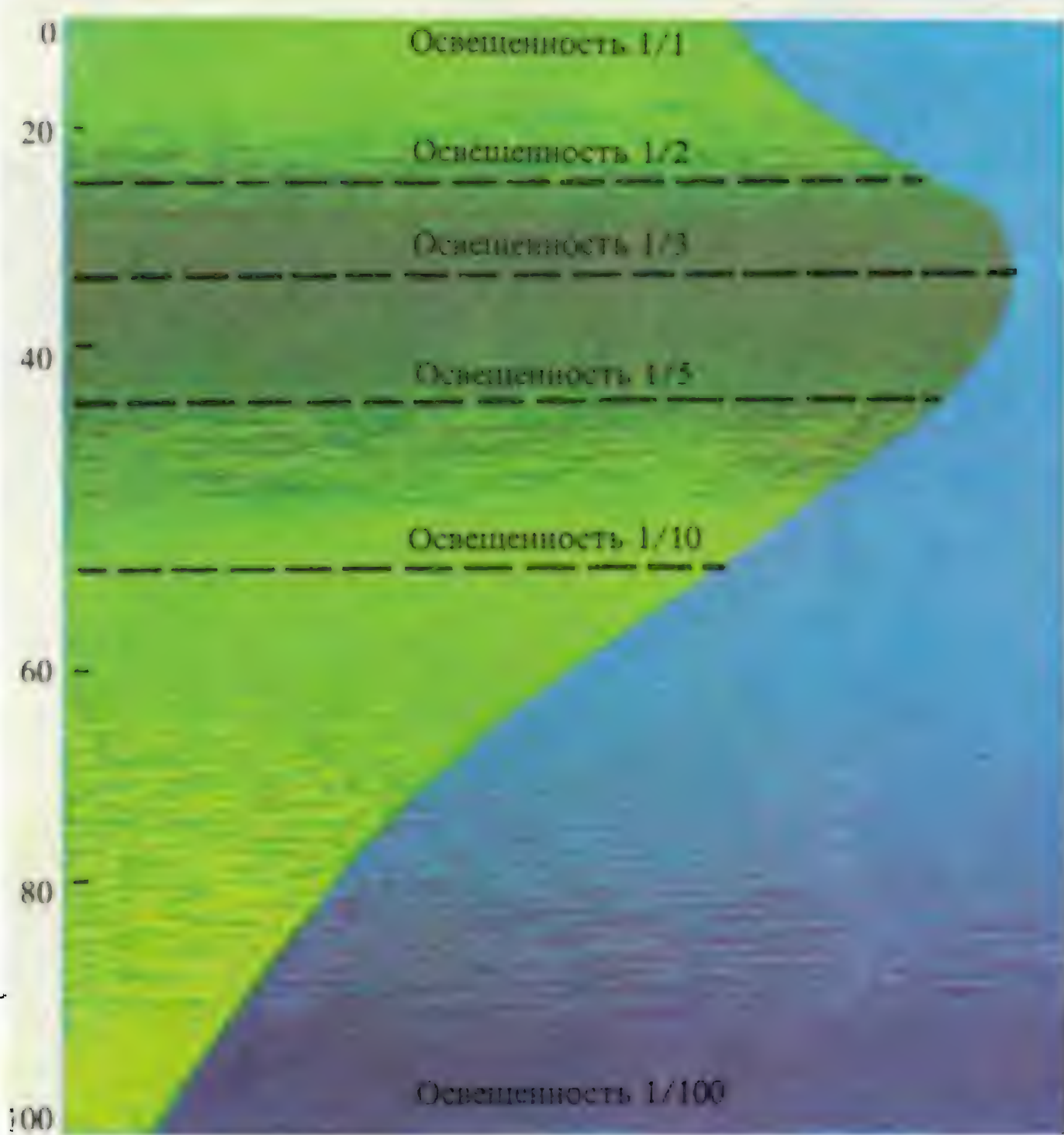
мер, в Северном море (наиболее полно исследованном из всех морей, примыкающих к Атлантическому океану) выявлено 16 разных регионов, обнаруживающих удивительное сходство в составе планктона отдельных водных толщ.

Но разные районы Мирового океана различаются не только видовым составом планктона, но и плотностью заселения воды планктонными организмами. Таким образом, при изучении морей мы встречаемся с явлениями, подобными тем, с которыми познакомились при рассмотрении растительных сообществ разных климатических зон земного шара. Наряду с регионами Мирового океана, где растительные организмы представлены обильно, имеются и такие, где растений очень мало. И если мы зададимся вопросом о причинах, приводящих к таким различиям в продуктивности планктона, то придем к рассмотрению основного процесса, обуславливающего существование жизни на нашей планете, — процесса создания органических веществ из неорганических. Если не учитывать хемосинтез — процесс, который осуществляют только немногие бактерии и который в круговороте веществ в природе играет лишь подчиненную роль, то основным процессом, при котором из

неорганических соединений создаются органические, оказывается фотосинтез. Мы называем его процессом первичного продуцирования органических веществ. Фотосинтез может осуществляться только растительными организмами; для его обеспечения необходимы свет как источник энергии, углекислый газ, вода и питательные вещества. Вода и, вероятно, углекислота в морях имеются в избытке. Но обеспеченность растительных организмов светом и питательными веществами в разных регионах Мирового океана очень различна, что и обуславливает различия в продуктивности планктона.

Наконец, рассмотрим факторы, влияющие на проникновение солнечного света в воду. При этом следует иметь в виду, что растительные организмы внутри толщи воды могут использовать примерно лишь половину видимой части солнечного света. Вторая половина приходится на долю тех областей спектра, которые не служат источником энергии для ассимиляции углерода. При вхождении света в толщу воды часть его теряется в результате отражения от водной поверхности. Величина потерь в виде отраженного света зависит от положения солнца на небосводе и от состояния поверхности воды. В итоге до 30% света может быть утрачено. А уже в самой толще воды в результате рассеивания растворенными веществами и взвешенными мельчайшими частицами, а также поглощения свет претерпевает сильные количественные





*Зависимость продуктивности фитопланктона на разных глубинах Мирового океана от вертикального распределения света в воде. Наибольшая продуктивность на глубине, где освещенность составляет  $\frac{1}{3}$  от освещенности самого верхнего слоя воды.*

и качественные изменения, которые могут варьировать в разных регионах и в разные времена года.

Вдали от побережий в Средиземном море свет может проникать на глубину до 400 м, а в Саргассовом море, в самой бедной планктоном части Мирового океана, даже до 1000 м. Однако толщина слоя воды, в котором способен осуществляться фотосинтез, оказывается значительно меньшей. Освещенность, при которой образование органических веществ в результате фотосинтеза и их потребление самими продуцентами уравниваются, называют компенсационной точкой. Она обнаруживается примерно на той глубине, куда еще доходит 1% солнечного света, проникшего в глубь воды. Во многих тропических областях Мирового океана компенсационная точка лежит на глубинах 40—50 м, в Балтийском же море (в зависимости от времени года) — на глубине 1—17 м, а в некоторых лагунах и заливах — лишь в нескольких дециметрах от поверхности воды.

Однако было бы неправильным считать, что интенсивность ассимиляции плавно снижается от поверх-

ности воды до глубины, где находится компенсационная точка. Если не учитывать области, слабо освещаемые солнцем, и средние широты в те времена года, когда солнце тоже светит слабо, то непосредственно под поверхностью воды освещенность оказывается выше оптимальной для осуществления фотосинтеза, что приводит к замедлению этого процесса. Лишь на глубине, куда доходит 30—50% солнечного света, освещенность становится оптимальной для фотосинтеза. От этой глубины интенсивность образования органических веществ в соответствии с убыванием освещенности постепенно снижается до глубины, на которой находится компенсационная точка. Таким образом, лишь тонкий слой воды оказывается освещенным настолько, что в нем происходит фотосинтез, а следовательно, возникают первичные органические вещества. В то же время эта первичная продукция представляет собой единственный источник пищи для животных, обитающих в толще морской воды — от поверхности до глубин, куда не доходит солнечный свет.

Питательные вещества, находящиеся в морской воде, можно сравнить с удобрениями, которые человек использует в сельском хозяйстве. Фосфаты, нитраты и силикаты — важнейшие соединения, необходимые растениям, живущим в воде. Кроме того, эти организмы нуждаются и в целом ряде других элементов для построения составляющих их тела веществ и для обеспечения жизнедеятельности. Важнейшие из них — кобальт, железо, магний и марганец. Как показали многочисленные океанографические исследования, пронизанный солнечным светом поверхностный слой воды Мирового океана очень беден этими питательными веществами, тогда как пребывающие во мраке глубинные воды содержат огромные запасы необходимых для жизни соединений. Причина такого неравномерного распределения питательных веществ по вертикали, вероятно, объясняется тем, что живущие непродолжительное время планктонные организмы после своей гибели тонут, и при этом значительную часть накопленных в их телах соединений уносят в глубину. Там начинается бактериальное разрушение органических соединений, происходит освобождение питательных веществ и обогащение ими глубинных вод.

Если не принимать во внимание прибрежные морские воды, в которые питательные вещества постоянно и в больших количествах могут быть внесены сточными водами с суши, высокую продуктивность планктона можно, вероятно, встретить лишь в тех регионах, где в результате вертикального движения воды освещенные слои регулярно снабжаются питательными веществами, поступающими из глубины. В морях средних и высоких широт северного и южного полушарий такой обмен воды между глубинными и



поверхностными слоями происходит зимой, так что к началу вегетационного периода планктонные организмы оказываются обеспеченными и питательными веществами, и светом. Так как эти организмы обладают способностью быстро размножаться, часто наблюдается массовое развитие отдельных их групп. Но по мере развития планктона содержание питательных веществ в близких к поверхности слоях воды быстро убывает, и они могут оказаться полностью использованными. А поскольку дальнейшее поступление таких веществ после образования весной промежуточного слоя воды, в котором резко изменяются температура и плотность, оказывается невозможным, недостаток питательных веществ и уничтожение фитопланктона животными приводят к тому, что летом содержание планктона в воде сильно снижается. Лишь осенью, когда исчезает промежуточный слой и в верхние слои воды снова начинают поступать питательные вещества, наблюдается второй максимум развития фитопланктона. Но снижение освещенности в зимние месяцы ограничивает развитие этих популяций. Итак, в морях, расположенных в этих широтах, на протяжении года бывает два максимума образования первичной продукции.

Совершенно по-иному происходит развитие фитопланктона в арктических и антарктических регионах Мирового океана. Здесь перемещение богатых питательными веществами глубинных вод к поверхности происходит постоянно. Но лишь в течение короткого лета освещенность бывает достаточной, чтобы фитопланктон мог развиваться. И в этом случае, прежде всего в антарктических водах, первичной продукции может образовываться очень много. Она-то и составляет основу питания богатого животного мира этих вод.

В тропических и субтропических морях теплый и бедный питательными веществами поверхностный слой отделен в течение всего года промежуточным слоем, в котором резко меняются температура и плотность воды, от более холодных и богатых питательными веществами глубинных вод. Поэтому возвращение питательных веществ в верхний слой воды здесь исключено, и продуктивность фитопланктона на протяжении года остается примерно одинаково низкой. Эти бедные первичной продукцией регионы морей можно распознать визуально по темно-синей окраске воды. Следовательно, это окраска морских пустынь.

Только в тех прилежащих к континентам областях, где холодные и богатые питательными веществами глубинные воды поднимаются к поверхности, особенно у западных берегов Африки и Южной Америки, условия, определяющие биологическую продуктивность тропических и субтропических морей, отличаются от только что описанных. Здесь



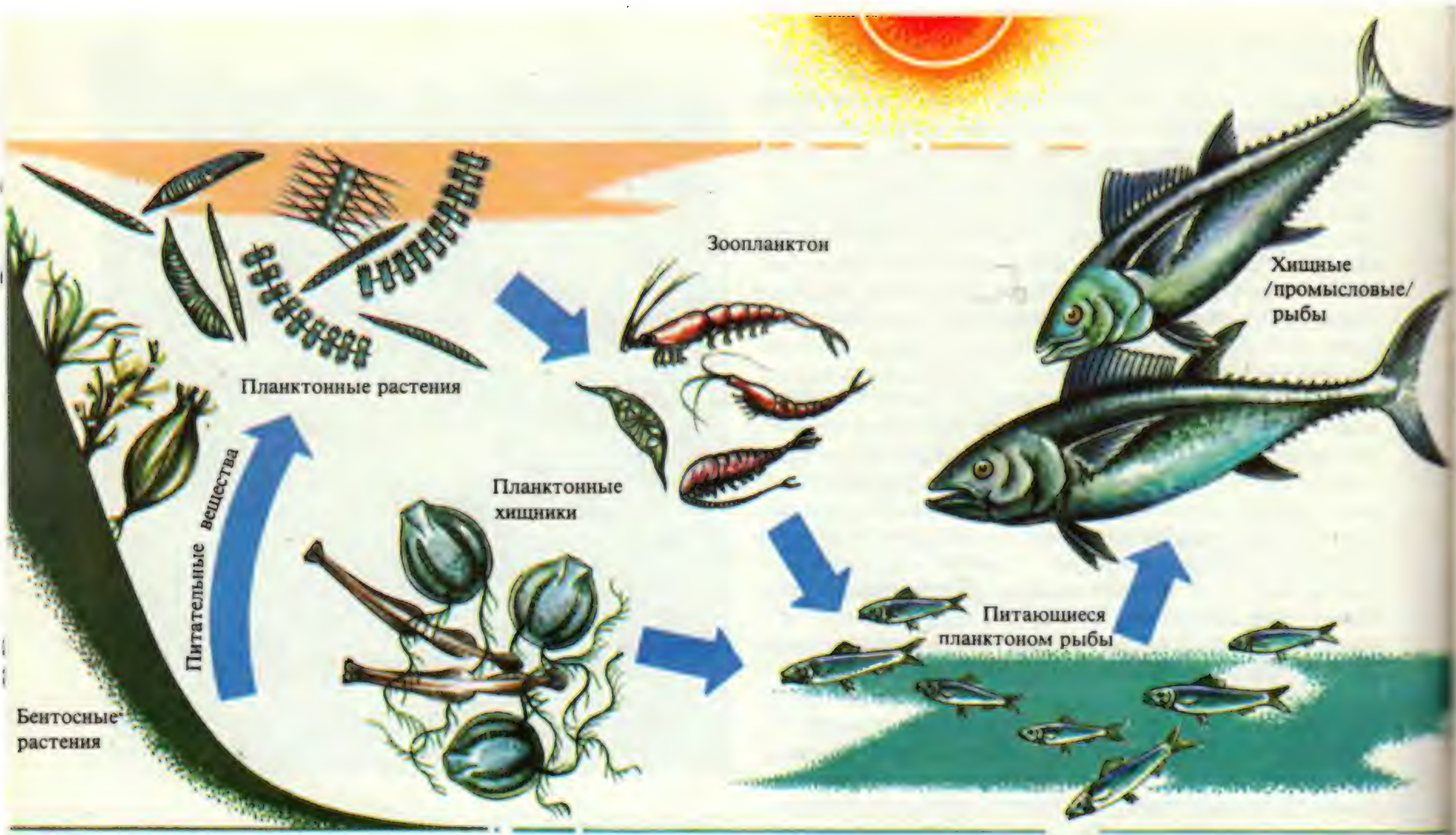
*Сезонные изменения продуктивности фитопланктона в морях, находящихся на разных географических широтах*

планктон развивается обильно. Эти воды характеризуются изобилием рыбы, что позволило находящимся по их берегам странам развить в последние годы весьма доходную рыбную промышленность.

Благодаря интенсивным исследованиям морей и океанов, проводимым в течение последних десятилетий, мы получили возможность представить себе масштабы первичной продукции в разные времена года в разных районах Мирового океана. На карте сведены воедино результаты множества исследований гидробиологов разных стран. В частности, Советский Союз снарядил большое число экспедиций на обеспеченных современным оборудованием научно-исследовательских судах. Ныне в этой отрасли науки появляются новые методы исследований. Так, оказалось возможным с помощью искусственных спутников Земли определять содержание хлорофилла в морской воде, а следовательно, продуктивность фитопланктона. Разумеется, для проведения такого рода работ необходимо тесное международное сотрудничество.

Иногда в печати появляются сообщения об успешных экспериментах, позволяющих потерпевшим ко-





### Пищевая цепь и круговорот веществ в море.

Органические вещества, вырабатываемые фитопланктоном, служат пищей зоопланктону и поедающим планктон рыбам, а последние — хищным (промысловым) рыбам. После гибели этих организмов органические соединения, подвергшись бактериальному разложению, снова превращаются в питательные соли.

раблекрушение продолжительное время питаться планктоном. Следует иметь в виду, что такие сообщества отнюдь не могут служить поводом для предположений о том, будто добыча планктона из морей в промышленных масштабах может стать основой будущего использования биологической продукции морей и океанов. По подсчетам специалистов, получение 1 т сухого планктона обошлось бы очень дорого. Следовательно, первичная продукция фитопланктона должна быть использована там, где она возникает, иными словами, в море.

Мы уже многократно упоминали о том, что биомасса фитопланктона определяет обилие рыбы в морях. Синтезируемые растительными организмами органические соединения передаются по пищевой цепи, состоящей из многих звеньев, при этом в значительной мере утрачиваются; оставшиеся же соединения испытывают многократные превращения в

соответствии с характером обмена веществ у животных, представляющих собой промежуточные звенья этой цепи, и в конечном итоге могут служить пищей и человеку. Звеньями такой пищевой цепи могут быть: первичные продуценты, например планктонные водоросли (диатомовые, кокколитофоровые, динофлагелляты); поедающие их растительноядные животные, например представитель зоопланктона веслоногий рак *Calanus*; плотоядные рыбы, такие, как сельди, сардины и др.; поедающие этих рыб хищники, например треска, тунец и др., и, наконец, человек.

При переходе от одного звена цепи к другому потери органических веществ иногда достигают 90%, и только около 10% их сохраняется в переработанном виде в организме животного. Так, для образования 1 кг трески потребовалось бы не менее 1000 кг фитопланктона. По подсчетам, человек использует в виде рыбы и других морских животных лишь около 0,02% первичной продукции морей и океанов. Если же говорить о прибрежных водах, то здесь этот показатель достигает 0,2%. Поэтому задачи современного рыбоводства должны заключаться в том, чтобы сделать короче пищевые цепи, а также использовать



зоопланктон и питающихся им плотоядных рыб. Один из путей — создание «рыбоферм», на которых в некоторых странах уже получены обнадеживающие результаты. Разумеется, при таких фермах должны создаваться крупные плантации мелких водорослей, чтобы обеспечить рыб кормом.

## Растительный мир бентоса

Совокупность организмов, заселяющих морское дно от берегов до самых больших глубин океанов, называют бентосом. Это понятие было введено в 1893 г. известным немецким ученым Эрнстом Геккелем; его относят и к обитателям пресных вод.

Если мы рассмотрим растительные организмы, входящие в состав бентоса, и их распространение в морях подробнее, то сразу же увидим, что к этой группе живых существ относятся не только крупные водоросли и морские травы, но и множество микроскопических водорослей, относимых систематиками к диатомовым, сине-зеленым и другим группам водорослей, уже знакомым нам по описаниям планктонных организмов. Диатомеями особенно густо бывают покрыты отмели и илистые донные поверхности мелководных заливов, освобождающиеся от воды во время отливов. Диатомовые же водоросли поселяются и как эпифиты (см. стр.102) на других бентосных растениях.

Если входящие в состав бентоса животные заселяют морское дно вплоть до самых больших глубин, то существование фитобентоса ограничено лишь освещаемыми солнцем прибрежными участками дна. Следовательно, глубины, на которых могут жить растительные организмы, зависят от прозрачности воды, и в разных регионах морей и океанов могут быть очень различными. Так, в Неаполитанском заливе — наиболее хорошо исследованной части Средиземного моря — водоросли обнаруживались даже на глубине 100 м. По-видимому, прибрежные воды острова Капри заселены растениями до глубины 150 м. На таких глубинах лишь приспособившиеся к жизни при недостатке света растения способны осуществлять фотосинтез при освещенности около 200 лк (люкс). Для сравнения отметим, что столь же мало света доходит до почвы и в наших лиственных лесах, а теневыносливые растения, такие, как кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), ассимилируют углерод. При еще меньшей освещенности могут жить в тропических лесах некоторые мхи, папоротники и плауны (*Selaginella*).

Как показали исследования, нижняя граница расселения бентосных растений в Балтийском море доходит, по-видимому, до глубины 22 м, а в Северном море (остров Гельголанд) такие водоросли были

обнаружены до глубины 15 м. Наибольшие глубины, до которых доходят бентосные растения, в течение года варьируют. Кроме того, из-за пагубного влияния окружающей среды на воду вблизи побережий промышленно развитых районов растения встречаются лишь на очень небольших глубинах.

Помимо света на распространение фитобентоса очень важное влияние оказывает характер субстрата. В жизни морских растений субстрат имеет совершенно иное значение, чем в жизни наземных. Последние получают из него воду и все питательные вещества, за исключением углекислого газа и кислорода. Поэтому почва, на которой живут наземные растения, должна быть по возможности богатой питательными веществами и рыхлой. Что же касается растений, существующих в море, то они поглощают из воды питательные вещества всей своей поверхностью. Органы прикрепления, которые могут иметь разное строение, служат только для закоривания, то есть для удержания растений на субстрате. Наилучшими местами для закрепления служат камни и скалы. Поэтому на скалистых берегах всегда пышно развиваются водоросли, тогда как песчаные прибрежные участки моря обычно не имеют растительного покрова, хотя освещенность здесь хорошая. Галечники зоны прибоя, находящиеся в постоянном движении, также не могут быть подходящим для прикрепления растений субстратом, тогда как галечники защищенных от волн бухт густо зарастают водорослями. Следовательно, прибой, волнение воды и морские течения влияют на распространение морских растений.

Большинство прикрепленных бентосных морских растений относится к двум систематическим группам, которые крайне редко и лишь небольшим числом видов бывают представлены в водоемах с пресной водой. Речь идет о красных (*Rhodophyta*) и бурых (*Phaeophyta*) водорослях. Но, кроме того, здесь встречаются и некоторые типичные для моря представители зеленых водорослей (*Chlorophyta*). Тело такой водоросли (таллом) обнаруживает крайне простое строение: оно может быть нитевидным, как у *Ulothrix*, разветвленным в виде кустика, как у представителей рода *Cladophora*, или трубчатым, как у *Enteromorpha*. Пластинчатые талломы развивают *Ulva lactuca* и виды рода *Monostroma*. Среди зеленых водорослей самые изящные формы образуют представители класса сифоновых (*Siphonophyceae*), встречающиеся преимущественно в относительно теплых морях. Внешний вид их разнообразных талломов не позволяет даже предположить, что некоторые из них представляют собой всего лишь одну-единственную клетку. На скалистых берегах теплых морей густые темно-зеленые газоны образует *Bryopsis plumosa*, а причленившиеся друг к другу пластинчатосплюснутые, сердцевидные и листовидные сег-





Красные водоросли *Hildenbrandia prototypus* (нежно-розовая) и *Lithothamnion leucomandii* образуют похожие на корочки талломы, на которых местами развиваются эпифитные зеленые водоросли (берег Адриатического моря, Югославия)

менты талломов представителей рода *Halimeda* придают этой водоросли вид украшенного ожерелья. В Средиземном море и в восточной части Атлантического океана нередко встречаются талломы *Acetabularia mediterranea*. Внешне они больше напоминают очень мелкие плодовые тела шляпочных грибов, чем водоросли. Всего в морях обитает около 500 видов этих изящных водорослей.

Красные водоросли, представленные примерно 550 родами, насчитывают около 3800 видов; это самая богатая разнообразными формами группа (отдел) морских водорослей. Своей красной, иногда красно-коричневой окраской они обязаны присутствию в их клетках красного пигмента фикоэритрина, а некоторые виды — и синего пигмента фикоциана. Цвет пигментов маскирует присутствие зеленого хлорофилла и сопровождающих его каротиноидов. Эти пигменты позволяют красным водорослям селиться на больших глубинах.

К числу просто организованных красных водорослей относятся виды рода *Porphyra*, обладающие тонкими лопастными талломами. Мы еще встретимся с этими растениями, когда речь пойдет о водорослях, заселяющих зону затопления побережья во время приливов. Талломы многих красных водорослей, например представителей родов *Ceramium*, *Polysiphonia*,

*Callithamnion*, *Plocamium* и *Antithamnion*, расчленены на тонкие веточки. Несмотря на морфологическое сходство этих растений, представляемые ими роды принадлежат к совершенно разным семействам и порядкам отдела Rhodophyta. У других красных водорослей поперечные срезы талломов оказываются почти округлыми. Таковы многие виды родов *Gracilaria* и *Gelidium*, используемые как сырье для получения агар-агара. Листоподобными талломами обладают и встречающиеся в западной части Балтийского моря *Delesseria sanguinea*, *Phycodrys sinuosa* и *Membranoptera alata*, а у других (*Chondrus crispus*, *Rhodymenia palmata*, виды *Phyllophora*) талломы грубокожистые. Некоторые водоросли покрывают камни, словно красные корочки. Широко распространен один из таких видов — *Hildenbrandia prototypus*. Однако особый интерес представляют те красные водоросли, талломы которых обильно инкрустированы карбонатом кальция или магния. Вместе с другими богатыми известью водорослями они принимают участие в образовании коралловых рифов. Часто встречаются представители родов *Lithothamnion* и *Lithophyllum*, а также изящные талломы видов рода *Corallina*.

Бурые водоросли — это, пожалуй, именно те морские растения, которые чаще всего бросаются людям в глаза во время прогулок по берегу моря. Некоторые из них могут достигать 3-метровой длины. Желто-коричневые, длиной во много дециметров, а шириной в несколько сантиметров талломы фукусов пузырчатого (*Fucus vesiculosus*) и пальчатого (*F. serratus*) всегда можно найти на берегах Балтийского моря среди выброшенных прибоем растений. Значительно реже волны выбрасывают на берег более крупные талломы видов ламинарии (*Laminaria*). Таллом ламинарии расчленен на кожистую листовидную пластинку (филлоид), плотный стволик (каулоид) и прикрепляющуюся к субстрату часть (ризойд). На каменистых прибрежных мелководьях Северной Атлантики огромные подводные заросли образуют ламинарии — сахаристая (*Laminaria saccharina*), пальчато-рассеченная (*L. digitata*) и северная (*L. hyperborea*). Но размеры самых крупных бурых водорослей значительно превосходят размеры ламинарий. Как полагают, длина макроцистиса грушевидного (*Macrocystis pyrifera*) может достигать 400—600 м. И если эти размеры многим кажутся неправдоподобными, то длину в 100 м принято считать допустимой. Даже в этом случае такая длина почти равна высоте самых высоких деревьев земного шара (эвкалиптов и мамонтовых деревьев). Макроцистис грушевидный встречается в Тихом океане у берегов Южной Америки. Стеблеподобная часть его таллома сперва растет в воде вверх, а там, где на ней развиваются листовидные выросты, свободно пла-



вает близ поверхности воды. Вероятно, зигзагообразный изгиб талломов, вызываемый морским течением, и послужил причиной того, что растение получило название морской змеи.

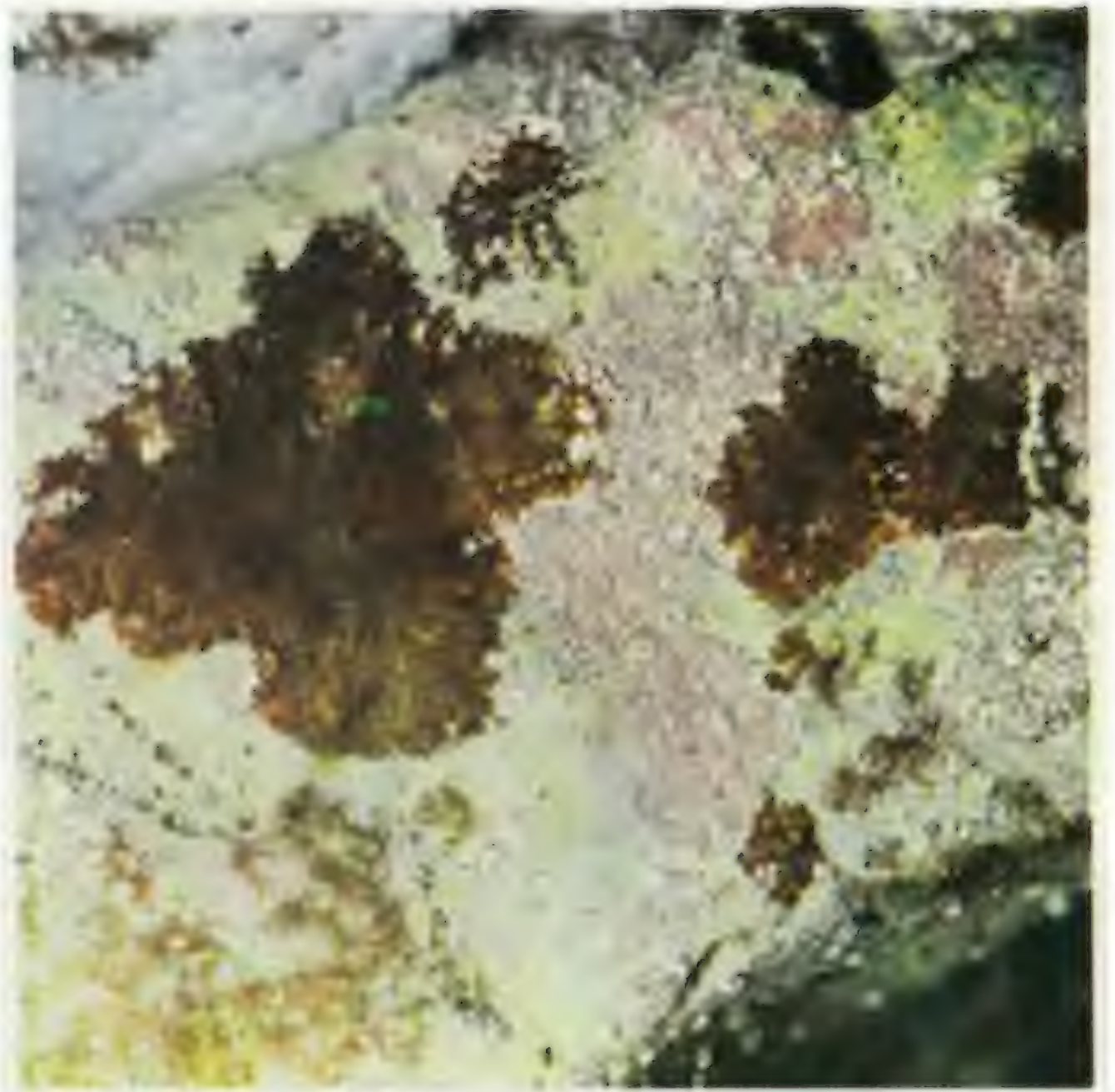
К отделу бурых водорослей относится и род саргассум (*Sargassum*), о котором мы упоминали, говоря о планктоне. Уже Колумб в 1492 г. во время путешествия на корабле «Санта-Мария» обнаружил огромные скопления этих растений в 200 милях западнее Азорских островов. Тогда он полагал, что находится у берегов разыскиваемого им материка. И поныне не выяснено, развиваются ли эти водоросли у каких-то дальних берегов, а в Саргассово море, занимающее 5 млн. км<sup>2</sup>, их приносят морские течения, или же саргассумы издавна плавают здесь, образуя особое растительное сообщество и размножаясь только вегетативно. Другие виды рода *Sargassum* встречаются у побережий теплых морей.

До сих пор мы говорили только о некоторых крупных бурых водорослях, но нельзя не сказать и о том, что более мелкие и более простые по строению представители этого отдела растений бывают разветвленными и похожими на кустики; таковы, например, виды родов *Ectocarpus*, *Pylaiella*, *Desmarestia* и *Sphacelaria*. А талломы *Ralfsia* и *Lithoderma* имеют вид корочек, покрывающих камни.

Большое разнообразие форм присуще всем группам водорослей. Но следует иметь в виду, что самые крупные водоросли отнюдь не всегда представляют собой организмы, стоящие на высших ступенях развития.

Как уже упоминалось, в морях кроме водорослей встречаются и некоторые цветковые растения, относящиеся к нескольким семействам класса однодольных и благодаря своим длинным линейным листьям внешне удивительно напоминающие злаки. По форме листьев эти растения получили обиходное собирательное название «морские травы». Из них в наших широтах чаще всего встречается взморник морской (*Zostera marina*). В открытом море он заселяет песчаные участки дна, находящиеся на относительно большой глубине вдали от полосы прибоя. В защищенных от волн бухтах, а также в лиманах близ берегов Балтийского моря взморник морской образует обширные заросли; заросли богаты фауной и имеют большое значение для рыболовства. Реже встречается другой вид взморника — *Zostera noltei*. У берегов Тихого океана распространены два вида рода *Phyllospadix*, а в Карибском море подводные луга образуют *Thalassia testudinum*. Большинство морских трав предпочитает относительно теплые моря.

В лиманах Балтийского моря из цветковых растений помимо взморника морского растут занникеллия болотная (*Zannichellia palustris*) и руппия мор-



Имеющая розовую окраску *Corallina mediterranea*, талломы которой богаты известью, и красно-коричневые молодые талломы другой красной водоросли — *Plocatium coccineum* — в Адриатическом море (у берега Югославии)

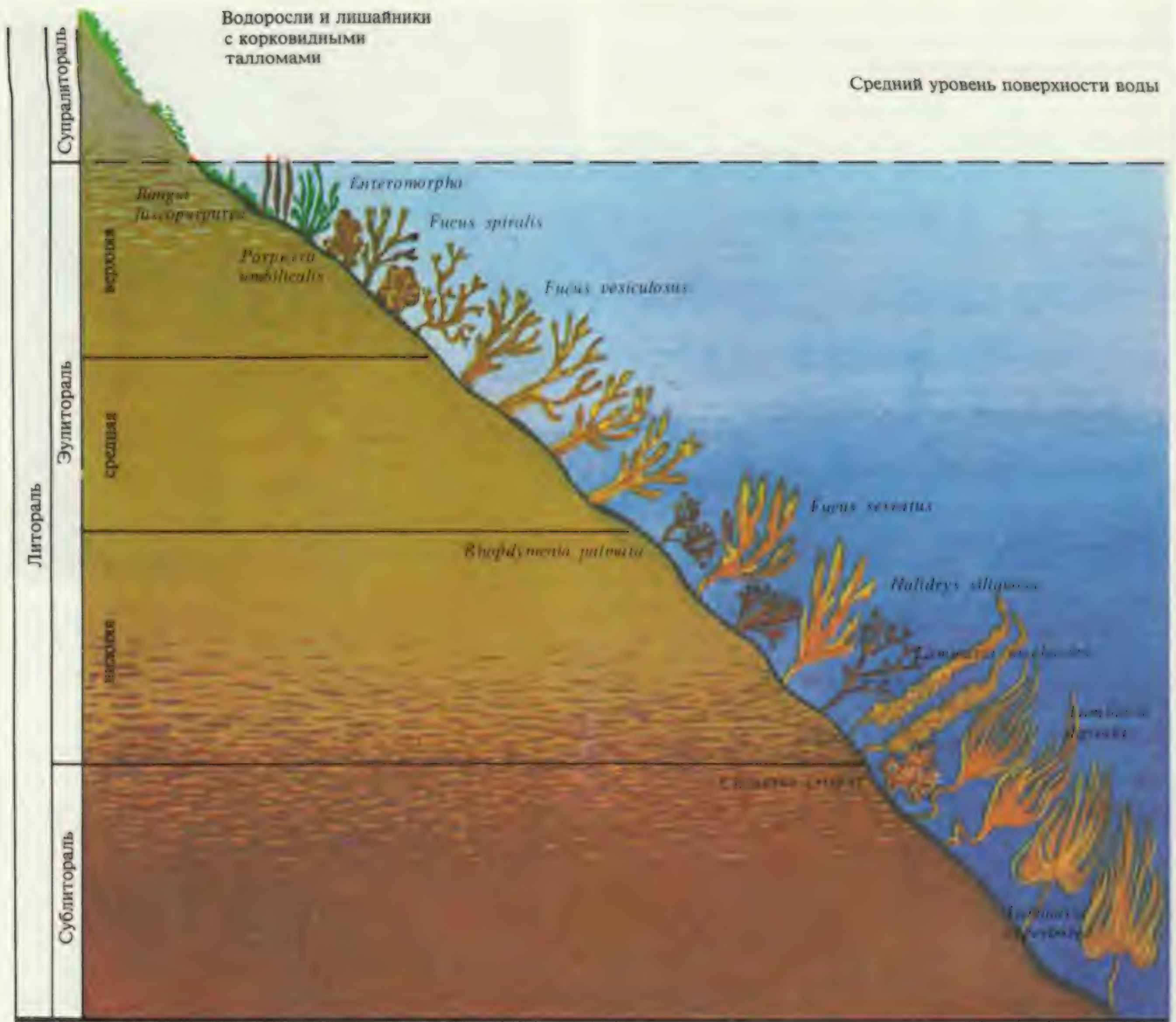
ская (*Ruppia maritima*), часто вместе с харовыми водорослями (семейство Characeae).

Прибрежную полосу моря от линии затопления суши водой во время самого высокого прилива до нижней границы распространения бентосных морских растений называют литоралью<sup>1</sup>. В пределах литорали растения в разной степени подвержены воздействию тех или иных факторов окружающей среды. Так, на вертикальную зональность в расположении бентосных растений влияют приливы и отливы, температура, солнечное облучение и степень засоленности. Действие приливов и отливов сказывается особенно сильно. Вообще же внутри литорали различают три основные зоны.

Выше среднего уровня приливного затопления берега находится супралитораль. Морская вода попадает сюда только при максимальных приливах и в виде брызг прибоя. Зона, покрываемая водой при обычных приливах и освобождающаяся от нее при обычных отливах, — это эулитораль. Наконец, на затопление и осушение сублиторали обычные колебания уровней приливов и отливов серьезного влия-

<sup>1</sup> Чаще литоралью принято называть ту прибрежную полосу, которая оказывается затопленной во время самого высокого прилива, но свободна от воды во время максимального отлива.





Зональное расположение растений на литорали европейского берега Атлантического океана

ния не оказывают. Только при максимальных отливах верхняя полоса этой зоны может освободиться от воды. Нижняя граница sublittoral совпадает с нижней границей распространения бентосных растений.

В морях, где приливов и отливов не бывает (например, в Балтийском море), зоны литоральной по-

лосы разграничиваются по колебаниям уровня воды, обычно обусловленным действием ветров.

Остановимся несколько подробнее на условиях существования растений в отдельных зонах литорали, сосредоточив в основном внимание на морских берегах, находящихся в умеренных широтах северного полушария.

Наиболее экстремальны условия для существования растений на супралиторали. Длительные сухие периоды прерываются здесь нерегулярными затоплениями морской водой во время наиболее высоких



приливов и увлажнением брызгами прибоя. Интенсивное испарение воды способствует концентрации солей, а обильные дожди — почти полному их вымыванию. Сильное облучение солнечным светом и значительные колебания температур дополняют общую характеристику этих крайне неблагоприятных для жизни растений местообитаний. В супралиторали могут существовать только хорошо приспособившиеся к таким условиям организмы. Так, на скалистых субстратах в этой зоне встречаются лишайники (*Verrucaria maura*, *Lichina confinis*), несколько ниже — многочисленные сине-зеленые водоросли (*Calothrix*, *Rivularia*, *Lyngbya*, *Plectonema*) и изредка зеленые, например *Prasiola stipitata*. Водоросли придают супралиторали характерную темно-зеленую, почти черную окраску. В нижней части зоны встречаются нитчатые зеленые водоросли (*Ulothrix pseudoflacca*) и виды *Cladophora*, а также коричнево-красные налеты красной водоросли *Bangia fuscopurpurea*. Верхнюю границу супралиторали провести очень трудно. Влияние морской воды простирается и на прилегающую сушу, где у многих побережий на засоленных почвах существуют луга, обильно заселенные галофитами, например солеросом европейским (*Salicornia europaea*). У защищенных берегов тропических морей, в бухтах, лагунах и устьях рек развивается особое растительное сообщество — мангровые заросли (см. стр. 113).

Между эулиторалью и нижней полосой супралиторали четкой границы нет. В этой зоне доминируют водоросли с плоскими талломами. Распространены *Porphyra laciniata* и разные виды рода *Enteromorpha*. Далее следует полоса, где обычны фукусы (*Fucus platycarpus*, *F. vesiculosus*, *F. serratus*) и аскофиллум узловатый (*Ascophyllum nodosum*).

Сублитораль характеризуется наиболее постоянными для жизни растений условиями. Точными сведениями о распространении водорослей на разных глубинах этой зоны мы располагаем лишь с тех пор, как с помощью технических средств для подводного плавания удалось провести подробные ботанические исследования в прибрежных водах многих районов Мирового океана. В результате этих исследований многие прежние представления подверглись пересмотру.

В верхней части сублиторали распространены ламинарии. Ламинарии сахаристая, пальчато-рассеченная и северная (*Laminaria saccharina*, *L. digitata* и *L. hyperborea*) образуют гигантские «леса». Во время максимальных отливов эта зона иногда осушается, и тогда при посещении каменистых мелководий можно составить представление о биомассе этих подводных растительных сообществ. Наряду с такими бурыми водорослями, как ламинария, в верхней и средней частях сублиторали встречаются и много-



Молодой экземпляр бурой водоросли *Fucus serratus* у острова Хиддензе в Балтийском море

численные красные водоросли — *Corallina officinalis*, *Chondrus crispus*, *Delesseria sanguinea*, *Polysiphonia urceolata*, *Furcellaria fastigiata*, а также представители родов *Phyllophora*, *Lomentaria*, *Ceramium* и многие другие виды. Изредка на таких глубинах (8—10 м от среднего уровня воды) растут и зеленые водоросли. Из них следует упомянуть лишь некоторые: *Ulva lactuca* и сифоновые *Bryopsis plumosa* и *Codium fragile*. В нижней части сублиторали наряду с многочисленными красными водорослями можно встретить и некоторые бурые, например *Halidrys siliquosa* и *Cystoseria ericoides*. У нижней границы распространения бентосных растений часто обнаруживаются известковые конкреции, в образовании которых принимают участие представители родов *Lithothamnion* и *Lithophyllum* отдела красных водорослей.

Разумеется, наш короткий рассказ позволяет получить лишь самое общее представление о распространении растений бентоса на разных глубинах литорали. В разных регионах Мирового океана условия для существования живых организмов очень различны и, кроме того, могут сильно меняться в зависимости от времени года. Но в общем можно утверждать, что зеленые водоросли чаще растут в верхних слоях воды, бурые — в средних, а красные — преимущественно в более глубоких.

Мы уже говорили о том, что с глубиной освещенность воды снижается. Но наряду с этими количественными изменениями проходящий сквозь воду солнечный свет претерпевает и качественные изменения — меняется его спектральный состав. И если длинноволновая, красная часть спектра поглощается



в поверхностных слоях воды, то коротковолновые, зеленая и синяя, его части могут проникать глубже. Более ста лет назад ученые обратили внимание на то, что большинство водорослей, обитающих на той или иной глубине, имеет окраску, комплементарную по спектральному составу проникающему сквозь воду свету. В этой приспособительной особенности — так называемой хроматической адаптации — сначала усмотрели единственную причину того, что красные водоросли способны заселять глубоко расположенные зоны сублиторали. Но затем выяснилось, что наряду с приспособлением к качественному составу света большое значение имеет и приспособление водорослей к малой освещенности.

Водоросли бентоса давно используются человеком. Самые древние сведения мы находим в травнике, составленном по распоряжению легендарного китайского правителя Шень Нуна примерно в 2700 г. до н. э. Сначала водоросли добавляли в пищу, употребляли как лекарства, в качестве корма для скота и для удобрения полей. В XVII в. в Англии и Франции из золы крупных водорослей стали получать соду и поташ. В 1811 г. владелец завода, изготавливавшего селитру, химик Бернар Куртуа, обнаружил значительное содержание иода в морских водорослях. В 1820—1880 гг. потребность в иоде во всем мире еще покрывалась получением его из золы водорослей.

В настоящее время промышленное использование морских водорослей связано с получением разных органических веществ: из них важную роль играют так называемые фикоколлоиды — группа веществ.

*Культивирование морских водорослей на сетях в воде мелководного залива в Восточной Азии*



Взморник морской  
*Zostera marina*



*Ulothrix pseudoflacca*

*Cladophora rupestris*

*Enteromorpha compressa*

*Ulva lactuca*

*Monostroma balticum*

*Зеленые водоросли, населяющие преимущественно верхнюю часть литорали.*

*Напротив, чаще всего встречающееся в море цветковое растение — взморник — образует подводные, не осушающиеся луга.*

объединяющая способные сильно набухать и образовывать слизи полисахариды клеточных оболочек красных и бурых водорослей. Но самое разнообразное применение находят, пожалуй, альгиновые кислоты, получаемые из бурых водорослей. Эти соединения и их соли — альгинаты — широко используются в пищевой промышленности, в медицине, в фармацевтической и текстильной промышленности и даже при производстве строительных материалов.

Важнейший продукт, получаемый из красных водорослей, — способный образовывать гели (то есть желатинизироваться) агар-агар; он применяется в пищевой промышленности, для производства кондитерских и косметических товаров, а также в медицине и фармацевтической промышленности. Для приготовления агар-агара особенно важны водоросли, относящиеся к родам *Gelidium*, *Gracilaria*, *Acanthopeltis* и *Ahnfeltia*. Сейчас потребность в агар-



Типичные красные и бурые морские водоросли (многие из этих видов встречаются и в Балтийском море)

агаре резко возросла. В будущем агар-агар предполагают получать не только из водорослей, добытых в их естественных зарослях в море, но и из искусственно культивируемых по новейшим методикам.

В некоторых странах наряду с употреблением морских водорослей для технических целей еще большее значение приобрело использование их как продукта питания людей. В Восточной Азии на протяжении столетий красные водоросли выращивают на вязанках хвороста или бамбука, чтобы потом употребить в пищу. В настоящее время морские водоросли культивируют на крупноячеистых сетях из кокосовых или перлоновых волокон; сети растягивают на длинных бамбуковых жердях в водах морских бухт. Наибольшую ценность для питания имеют красные водоросли, разводимые в Японии: это представители рода *Porphyra* (по-японски — нори), содержащие очень много белка. Они используются для приготовления изысканных рисовых и рыбных блюд, супов, соусов и даже в виде добавок в печенье. Другие употребляемые человеком в пищу морские водоросли относятся к родам *Laminaria*, *Nereocystis*, *Alaria*, *Undaria*, *Rhodomenia* и *Enteromorpha*.

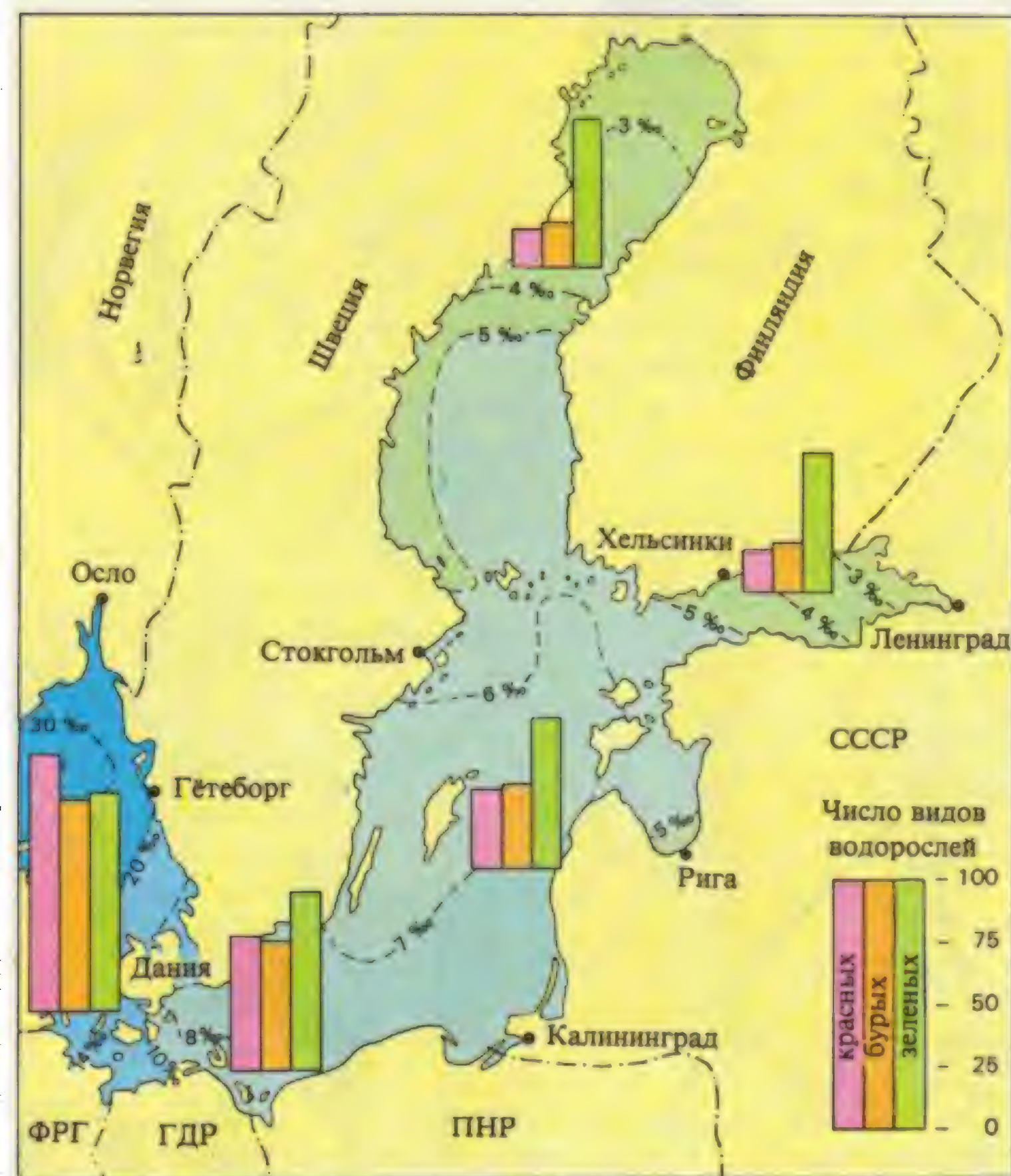
## Солоноватые воды и их флора

Там, где в море вливаются пресные воды, вследствие чего соленость морской воды снижается, находятся районы солоноватых вод. Степень их опреснения тем больше, чем больше поступает пресной воды и чем полнее область смешения соленых и пресных вод отделена от океана выдающимися в море участками суши и островами. В среднем соленость вод Мирового океана составляет около 34‰, иными словами, в 1 кг морской воды содержится 34 г разных солей. В основном это хлористый натрий. Содержание солей в солоноватых водах может быть от 30 до 0,5‰. Воды с меньшим содержанием солей принято считать пресными. Поскольку различие между крайними показателями содержания солей в солоноватых водах весьма значительно, по степени солености эти воды подразделяют на несколько зон, но здесь мы не будем останавливаться на этом подробнее.

Самые крупные на Земле водоемы с солоноватыми водами — Балтийское, Черное и Каспийское моря. Кроме того, солоноватые воды в лиманах, устьях рек и лагунах. Пожалуй, лучше всех морей с солоноватой водой сейчас изучено Балтийское море. Поэтому в дальнейшем мы будем говорить преимущественно о распространении растений именно там.







Содержание солей в верхнем слое Балтийского моря в промилле (‰) и число видов красных, бурых и зеленых водорослей.

И то, и другое снижается в направлении с запада на восток.

Балтийское море соединено с Северным морем, а через него с Мировым океаном лишь узкими проливами Большой Бельт, Малый Бельт и Зунд. Многочисленные реки все время обильно пополняют его пресными водами. Существует постоянное движение воды — так называемое Балтийское стоковое течение — через проливы в Северное море. Приток в Балтийское море пресных вод и отток из него солоноватых вод в Мировой океан давно привели бы к полному его опреснению, не будь обратного глубинного течения, приносящего богатые солями, а следовательно, более тяжелые воды в Балтийское море. Эти воды перемещаются с запада на восток у морского дна. При этом соленые воды лишь отчасти смешиваются с солоноватыми водами верхних слоев. Благодаря поверхностному и глубинному течениям в Балтийском море возникло очень ста-

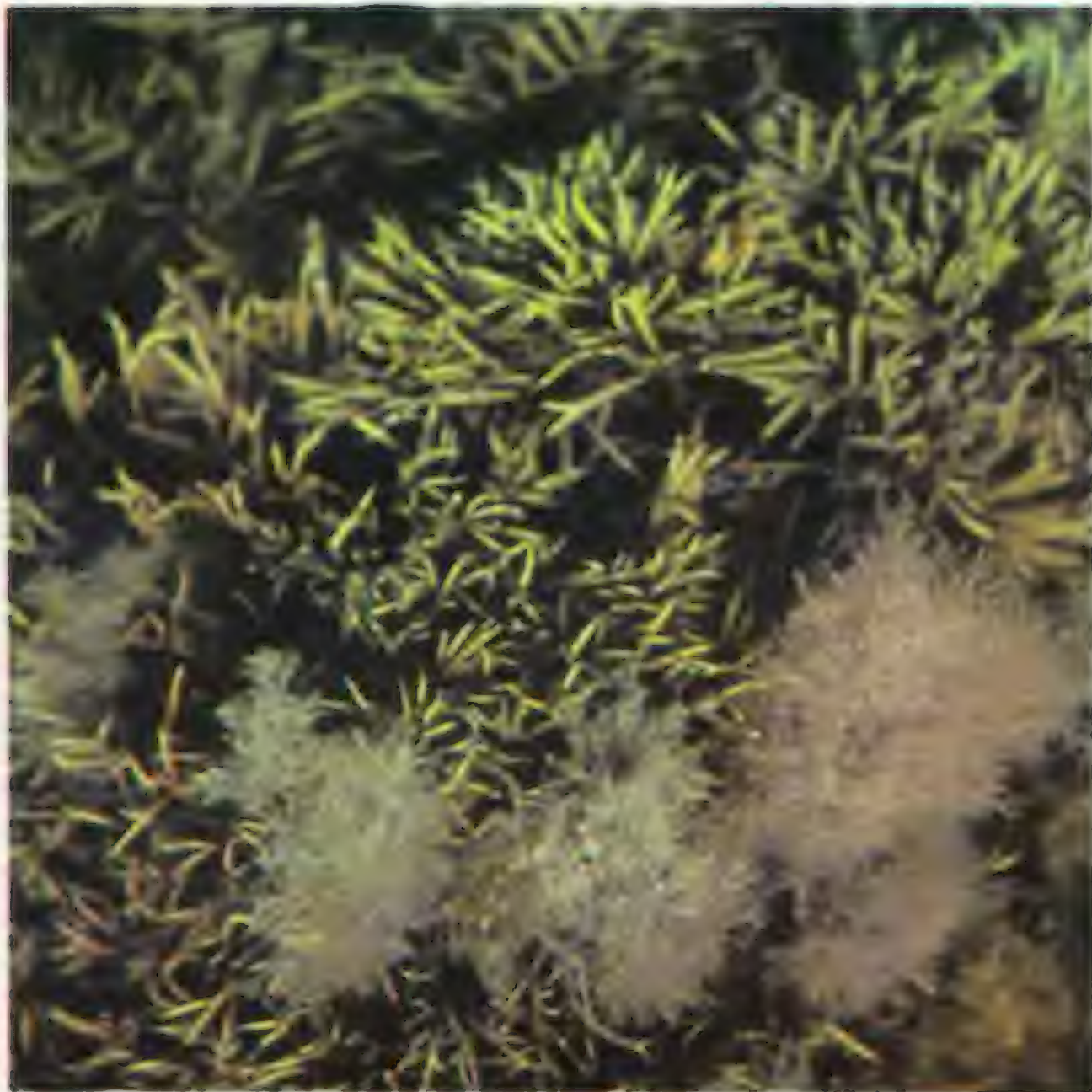
бильное разделение слоев воды с разной соленостью: верхний, бедный солями слой лежит поверх глубинного слоя, богатого солями. Это разделение препятствует смешению богатых питательными веществами глубинных вод с бедными поверхностными водами и оказывает большое влияние на общий обмен веществ в море. Поскольку граница между солоноватыми поверхностными водами и солеными глубинными — прослойка, где резко меняется концентрация солей, — в большей части Балтийского моря находится ниже глубины, на которой возможно обнаружить компенсационную точку, мы в дальнейшем не будем говорить о глубинном слое.

В пределах Балтийского моря содержание солей в поверхностном слое воды снижается от 20 ‰ на западе до 4—2 ‰ в восточной и северной его частях. А так как соленость воды очень важна для морских организмов, это резкое падение содержания солей отражается и на распространении растений. Число их видов уменьшается по мере снижения солености. Это в равной степени относится и к растениям, и к животным, но у растений проявляется не столь постепенно. Границы распространения разных растений в Балтийском море известны давно. Прежде всего следует упомянуть Дарсский порог (находится на линии, соединяющей населенные пункты Дарсс и Гесер) и Аландские острова. Они же оказываются и важными гидрографическими границами, вблизи которых содержание солей в воде резко падает в пределах небольших пространств моря.

Эти различия особенно заметны, если сравнивать растения бентоса, живущие непосредственно перед Дарсским порогом и сразу за ним. У берегов западнее Дарсса еще регулярно встречаются бурые водоросли *Laminaria saccharina*, *L. digitata*, *Holidrys siliquosa* и *Desmarestia viridis*, а также красные водоросли *Delesseria sanguinea*, *Membranoptera alata* и *Nemalion multifidum*, тогда как у берегов островов Рюген и Хиддензе их нет совсем, и лишь после многодневных бурь с западными ветрами море может выбросить их в полосу прибоя. При этом следует иметь в виду, что как раз берега, расположенные восточнее Дарсского порога, характеризуются субстратом, очень благоприятным для поселения этих водорослей.

В шхерах южной Финляндии еще существуют 53 бентосных вида водорослей. Многие из них характерны и для морских прибрежных вод северных районов ГДР. Так, из зеленых водорослей здесь растут *Ulothrix zonata*, *Enteromorpha intestinalis* и *Cladophora glomerata*, из бурых — *Ectocarpus confervoides*, *Elachista fucicola*, *Chorda filum* и *Fucus vesiculosus*, а из красных — *Hildenbrandia prototypus*, *Furcellaria fastigiata*, *Phyllophora brodiaei*, *Polysiphonia violacea* и *Polysiphonia nigrescens*.

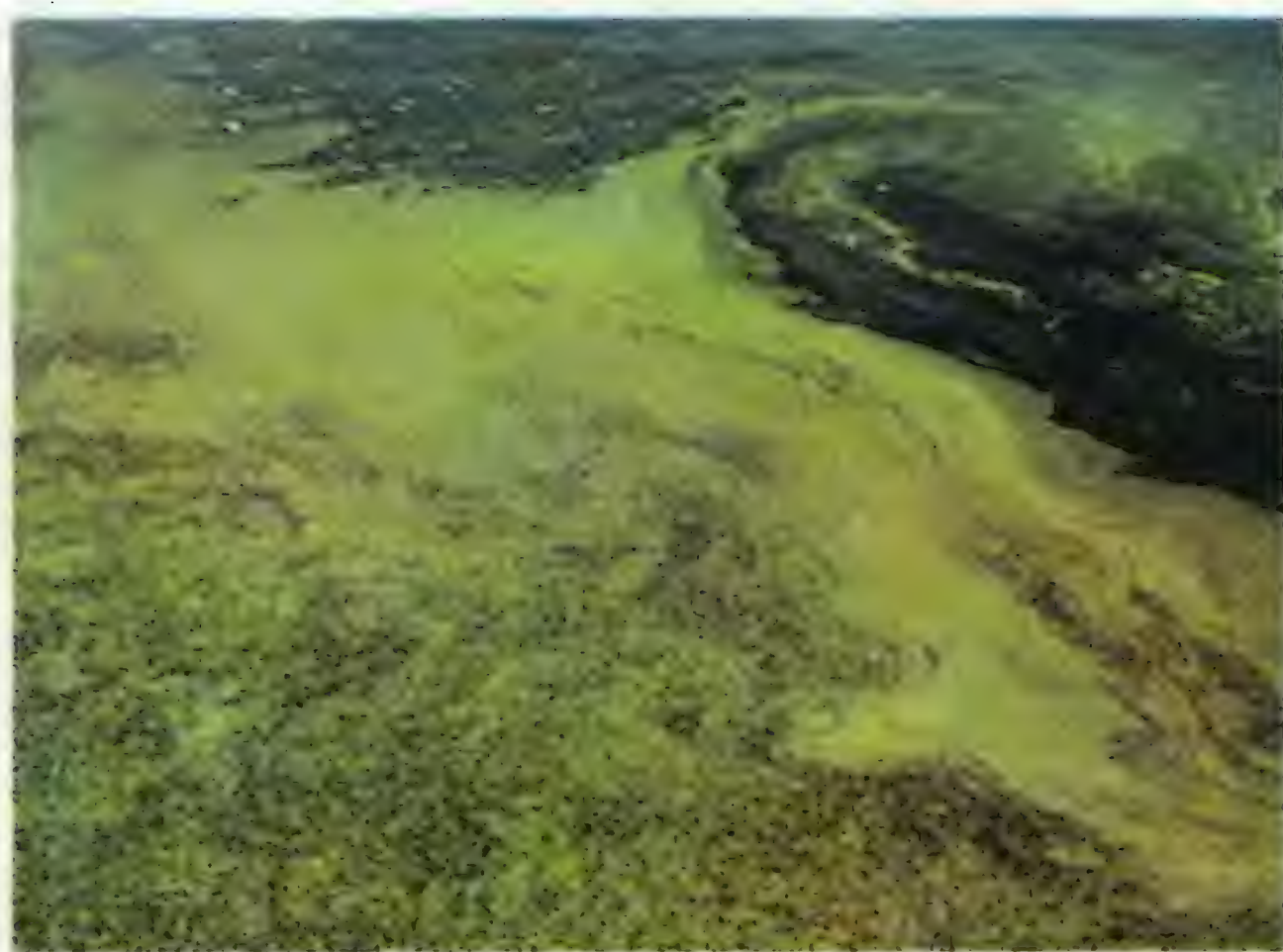




Сообщество красных водорослей с *Furcellaria fastigiata* и *Ceramium rubrum* близ острова Хиддензе в Балтийском море



Подводные заросли харовых водорослей (виды рода *Chara*) в одном из лиманов



Типичная картина так называемого цветения воды, вызванного развитием сине-зеленых водорослей



Обуславливающие летнее цветение воды сине-зеленые водоросли — представители родов *Nodularia* (наверху) и *Aphanizomenon* (внизу)

В равной степени снижается и число видов планктонных растений. Если в Северном море род *Ceramium* представлен десятью видами или разновидностями, то в Кильском заливе (Килер-Фёрде) из них встречаются только пять, а близ острова Борнхольм — лишь два; из 49 видов диатомовых водорослей рода

*Chaetoceros*, характерных для планктона Северного моря, в Кильском заливе и близ Борнхольма обнаружены только два.

Бедность флоры солоноватых вод объясняется, вероятно, и тем, что только немногие растения, живущие в пресных водах, способны существовать и



в солоноватых. Такие виды можно обнаружить лишь там, где содержание солей в воде составляет 3—5‰. К числу таких растений относятся многие рдесты, например гребенчатый (*Potamogeton pectinatus*) и нитевидный (*P. filiformis*), уруть колосистая (*Myriophyllum spicatum*), а также многие виды харовых водорослей (*Chara horrida*, *Ch. crinita*, *Ch. aspera*, *Ch. hispida* и *Ch. baltica*). Можно убедиться (особенно у морских берегов Финляндии) и в том, что некоторые из перечисленных видов предпочитают жить в слабо солоноватых водах. В мелководных морских заливах Балтийского моря на севере ГДР также немало таких видов; эти растения вместе с харовыми водорослями и немногими морскими водорослями входят в состав пышно развивающихся донных растительных сообществ.

Но, пожалуй, главную причину флористической бедности солоноватых вод следует усматривать в том, что они существуют сравнительно недавно. Принято считать, что возраст Балтийского моря насчитывает примерно 12 000 лет. Этого времени недостаточно, чтобы могли возникнуть новые виды, приспособленные к жизни в солоноватых водах. Как оказалось, преобладающее большинство из 35 видов, считавшихся характерными только для Балтийского моря, должны быть включены в состав других, шире распространенных видов.

Организмы, живущие в солоноватых водах, имеют сравнительно небольшие размеры. У некоторых видов водорослей, таких, как *Fucus vesiculosus*, *Furcellaria fastigiata* и *Phyllophora brodiaei*, талломы тем мельче, чем меньше солей содержит вода, в которой они растут. Уменьшение размеров может быть настолько значительным, что резко меняется внешний вид растения. Поэтому такие редуцированные формы описывались как особые таксоны. Некоторые из них перестали прикрепляться к субстрату близ берегов, а существуют в виде талломов, свободно лежащих на донном грунте в спокойных заливах. Такого рода изменение в образе жизни привело к подавлению полового воспроизведения. Большинство растений этих видов размножается, как правило, только вегетативным путем.

В заключение следует еще коснуться проблемы, которая привлекает все большее внимание общественности: речь идет о возрастающем загрязнении

морей в результате промышленного освоения прибрежных районов суши и связанного с ним увеличения плотности населения, а также интенсификации судоходства. По-видимому, совсем избежать загрязнений невозможно и в будущем.

Балтийское море уже в настоящее время оказалось той частью Мирового океана, которой загрязнение нанесло большой урон. Причины связаны прежде всего с гидрографическими особенностями этого «слоеного» внутреннего моря и относительно небольшим объемом заполняющей его воды. Поэтому возможность самоочищения, то есть способность разрушать попавшие в море вредные вещества, очень ограничена. Определенное воздействие на растения, населяющие Балтийское море, проявляется и сейчас. Так, поступление питательных веществ, содержащихся в сточных водах, привело к сильному увеличению биомассы фитопланктона в некоторых районах Балтики. И хотя из-за увеличения объема первичной продукции можно ожидать и больших уловов рыбы, все же часть фитопланктона не используется планктонными животными. Речь идет о нитчатых сине-зеленых водорослях, обильно размножающихся летом и вызывающих в последние годы нежелательное цветение воды у берегов Балтийского моря. Эти водоросли, например *Nodularia spumigena* и *Aphanizomenon flos-aquae*, способны связывать молекулярный азот воздуха и, следовательно, обогащают морскую воду питательными веществами в виде соединений азота, что в свою очередь способствует развитию других водорослей.

В результате внесения в воду органических веществ усилилось развитие и бентосных нитчатых сине-зеленых водорослей. Они могут в начале лета образовывать на дне большие скопления и тем самым подавлять развитие других растений. Так, большой ущерб был нанесен подводным зарослям взморника, хары, занникеллии, руппии и многих других видов, прежде обитавших в лиманах Балтийского моря.

Но это лишь немногие примеры того, как загрязнение воды повлияло на растительный мир Балтийского моря. В других районах Балтики загрязнение вызвало значительно более тяжелые последствия. Необходимы активные усилия, чтобы ограничить вредное влияние загрязнения и добиться того, чтобы Балтийское море снова стало чистым.



# Литература

- Arndt E. A. (Hrsg.). Zwischen Düne und Meeresgrund. Leipzig — Jena — Berlin, 1969.
- Berg L. S. Die geographischen Zonen der Sowjetunion. 2 Bde., Leipzig, 1958, 1959.
- Brosin H.-J. (Hrsg.). Das Meer. Leipzig — Jena — Berlin, 1969.
- Bünning E. Der tropische Regenwald. Verständliche Wissenschaft. Bd. 56, Berlin, Göttingen, Heidelberg, 1956.
- Dawson E. Y. Marine Botany. An Introduction. New York, 1966.
- Dietrich G. (Hrsg.). Erforschung des Meeres. Frankfurt am Main, 1970.
- Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Einführung in die Phytologie. Bd. IV, Teil 2, Stuttgart, 1963.
- Engler A. Die Pflanzenwelt Afrikas III, 1. Leipzig, 1915.
- Fægri K., Iversen J. Textbook of Pollen Analysis. 3. Aufl., Kopenhagen, 1975.
- Firbas F. Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte nördlich der Alpen, 2 Bde., Jena, 1949, 1952.
- Gessner F. Meer und Strand. Berlin, 1957.
- Gessner F. Hrydobotanik. Bd. II, Berlin, 1959.
- Hueck K. Die Wälder Südamerikas. Jena, 1966.
- Hueck K., Seibert P. Vegetationskarte von Südamerika. Mit Erläuterungen. Stuttgart, 1972.
- Knapp R. Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika und der Hawaii-Inseln. Stuttgart, 1965.
- Knapp R. Die Vegetation von Afrika. Stuttgart, 1973.
- Kugler H. Blütenökologie. 2 Aufl., Jena, 1970.
- Magaard L., Rheinheimer G. (Hrsg.). Meereskunde der Ostsee. Heidelberg, New York, 1974.
- Mansfeld R. Vorläufiges Verzeichnis landwirtschaftlich oder gärtnerisch kultivierter Pflanzenarten. Die Kulturpflanze, Beih. 2, 1959.
- Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora. Jena, 1965.
- Müller-Schneider P. Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. 2 Aufl. Veröff. Geobotan. Institut Rübel 61, 1977 (Zürich).
- Numata M. The Flora and Vegetation of Japan. Tokyo, 1974.
- Ozenda P. Biogéographie Végétale. Paris, 1964.
- Pankow H. Algenflora der Ostsee. I. Benthos. Jena, 1971.
- Pax P. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karparthen I. Leipzig, 1898.
- Quézel P. La Vegetation du Sahara. Geobotanica selecta. Bd. 2, Stuttgart, 1965.
- Radde C. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern. Leipzig, 1899.
- Richards P. W. The tropical rain-forest. Cambridge, 1952.
- Round F. E. Biologie der Algen. Eine Einführung. Stuttgart, 1975.
- Schimper A. F. W., Faber F. C., von. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. 2 Bde., 3 Aufl. Jena, 1935.
- Schmidt G. Vegetationsgeographie auf ökologisch-soziologischer Grundlage. Leipzig, 1969.
- Schmithüsen J. Allgemeine Vegetationsgeographie. 3. Aufl. Berlin, 1968.
- Schubert R. Pflanzengeographie. Wiss. Taschenbücher. Bd. 35, Berlin, 1966.
- Schultze-Motel J. Verzeichnis forstlich kultivierter Pflanzenarten. Die Kulturpflanze, Beih. 4, 1966.
- Straka H. Pollenanalyse und Vegetationsgeschichte. 2 Aufl. Neue Brehm-Bücher, H. 202. Lutherstadt Wittenberg, 1970.
- Straka H. Pollen- und Sporenkunde. Eine Einführung in die Palynologie. Stuttgart, 1975.
- Sukopp H., Trautmann W. Veränderungen der Flora und Fauna in der Bundesrepublik Deutschland Schriftenreihe f. Vegetationskunde. Bd. 10, Bonn — Bad Godesberg, 1976.
- Szafer W. General Plant Geography. Warszawa, 1975.
- Ulbrich E. Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie). Berlin, 1928.
- URANIA-Pflanzenreich. Niedere Pflanzen. 2 Aufl. Leipzig — Jena — Berlin, 1977.
- URANIA-Pflanzenreich. Höhere Pflanzen 1 und 2. 2 Aufl. Leipzig — Jena — Berlin, 1975, 1976.
- Walter H. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. 1. Teil: Standortlehre. Einführung in die Phytologie. Bd. III, Teil 1. 2 Aufl. Stuttgart, 1960.
- Walter H. Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung. Bd. 1: Die tropischen und subtropischen Zonen. 2 Aufl. Jena, 1964. Bd. 2: Die gemäßigten und arktischen Zonen. Jena, 1968.
- Walter H. Vegetationszonen und Klima. Stuttgart, 1970.
- Walter H. Die Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens. Stuttgart, 1974.
- Walter H., Lieth H. Klimadiagramm-Weltatlas. Jena, 1967.
- Walter H., Straka H. Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik. Einführung in die Phytologie. Bd. III, Teil 2. 2 Aufl. Stuttgart, 1970.
- Weberbauer A. Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. Leipzig, 1911.
- Weck J. Die Wälder der Erde. Verständliche Wissenschaft. Bd. 67, Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1957.
- Wiesner J., von. Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. Leipzig, 1928.



# Указатель русских названий растений

Полужирными цифрами отмечены страницы, на которых помещены рисунки, схемы, диаграммы или фотоснимки

Авраамово дерево 183  
Австроцедрус чилийский 190  
Агава **188**, 189  
Агатис 198  
Аденостилес чесночная 208, **268**, 269, **270**  
Адиантум стоповидный 229  
Адонис 26, 27  
Адонис весенний 26, 27, **166**, **215**, 216  
Азолля 110  
Аизовые 16, 88, 149, 151  
Аир болотный **82**, 83  
Аистник обыкновенный 156  
Айлант 64  
— высочайший **226**, 227  
Акажу **112**  
Акантолимон 188  
— пленчатый **189**  
Акантопанакс сидячецветковый **226**, 227  
Акация 121, 130, 131, 147—149, 190, 198  
— витая 125  
— перистая **123**  
Аконит пестрый 213  
— синий 213  
Актинидия 64, 67, 227, 229  
— коломикта **226**  
— острая 228  
Алоэ 87, 122, **149**, 153  
Альбиция ленкоранская 195  
Альдрованда пузырчатая 50  
Амариллисовые 88, 149  
Амбровое дерево 230  
Американский жасмин 197  
Ананасовые 102  
Английский дрок 219  
Антарктический бук 198  
Апельсин 180  
Апоногетон 110  
Аралиевые 197, 198, 227  
Араукариевые 193  
Араукария 198  
— узколистная **197**  
— чилийская 198  
Аризема трехлистная 230  
Аристиды 156  
Арктоус 255  
— альпийский 245, **254**, 255  
Армерия боттендорфская 19  
— обыкновенная **41**  
— приморская **41**  
Арника горная **217**, 218  
Ароидные 100, 103, 109, 193, 230  
Аронник пятнистый **208**, 213  
Арундинелла уклоняющаяся 228  
Аскофиллум узловатый 293  
Асплениум гнездовой 103, **105**

Астильбе 228  
Астра 171, 228  
— альпийская **272**, 274  
— златокудрая 31  
Астрагал 147, 156, 167, 180, 188, **189**, 216, 275  
— бесстрелковый **215**, 216  
— сладколистный 211  
Астранция крупная 269, **270**  
Астровые 33, 35, 149  
Асфodelь 184, **186**, 189, 190  
  
Багрянник 63  
Багульник **223**, **236**, **243**  
— болотный 28, 214, 220, 224, 243, 245, **247**, 255, **256**  
Бактерии 12—14, 58  
Бальза 97, 108  
Бальзаминовые 95  
Бамбук 106, 111, 123, 124, 197, 198, 227, 276, 277  
Банан 46, 113, 193  
Банановые 46  
Баобаб 122, **128**, 128, 129  
Баобабовые 111  
Баранец обыкновенный **241**, 242  
Барбарис 204  
— амурский 227, 228  
— обыкновенный 211  
Барбарисовые 230  
Бархат амурский 227, 229  
Баугиния сассапарелевидная 101  
Бегония 95  
Безвременник великолепный 269, **271**  
— осенний **217**, 218  
Белокопытник 228  
— белый 213, 225  
— гибридный 213  
— японский 229  
Белокрыльник болотный 214, **222**, 225  
Белокудренник черный 81  
Белоус 218  
— торчащий 269  
Белоцветник весенний **208**, 213  
Беннеттитовые 58  
Береза 34, 55, **56**, **57**, 66, **67**, 69, **70**, 72, 204, 206, 221, 224, 226—229, 238, 248, 255, 256  
— бумажная 238  
— даурская 228  
— извилистая 238, **251**, 253  
— каменная 238, **251**, 253  
— карликовая 19, 20, **20**, 66, 255, **256**  
— кустарниковая 245  
— Медведева 268  
— Миддендорфа 255  
— низкая 246  
— плосколистная 168, 228  
— полезная 264

— поникшая 66, 209, 226, 238  
— приземистая 220  
— пушистая **33**, 66, 214, 226, 238, 240  
— тощая 245, 255  
Березовые 34, 87  
Бересклет 48, 204, 227, 228, 230  
— бородавчатый 165, 212  
Бересклетовые 190  
Берест 35  
— пробковый **33**  
Бессмертник 183, 280  
Бигнониевые 33, 34  
Бизонья трава 174  
Бирманское железное дерево 124  
Бирючина 204  
— обыкновенная 211  
Бискутелла гладкая 273  
Бобовоцветные 106, 109  
Бобовые 101, 129, 131, 147, 156, 180, 182, 188, 192, 231  
Бодяк 35, 228  
— девясилевидный **217**, 218  
— огородный 216  
— полевой 80  
Болотник 226  
Болотноцветник 110  
Болотный кипарис 17, 63, 67, **196**, 197  
Болотный мирт обыкновенный 243, 246, **247**  
Борец бородатый 169  
— восточный 268  
— пестрый 213  
— противоядный 227  
— синий 269, **270**  
Бородач 123, 129, 172, 176, 184  
Борщевик 228  
— Мантегацци 269  
— обыкновенный 270  
— сладкий 229  
Боярышник 209, 227, 230  
Бразильский орех **112**  
Бригелоу-акация 135  
Бриум серебристый 15  
Бромелиевые 35, 87, 102, 107, 123, **129**, 131, 158, 190, **278**, 280  
Бромелия 198  
Брусника 48, 219, 221, **241**, 242—246, **246**, 255, 267  
Бубенчик 228  
— лилиелистный 227  
— узкоцветковый 169  
Бузина 48, 204  
Бузульник 228  
— сибирский 227  
Бук 26, 31, 53, **57**, **67**, 71, 72, 202, 204—206, **205**, **209**, 229  
— восточный 195, **204**, 262  
— городчатый 229  
— европейский 262



- крупнолистный 231
- лесной 26, 30, 31, 56, 203, 204, 204, 205, 208, 262, 265
- многожилковатый 229
- Буквица крупноцветковая 269, 271
- Буковые 87, 88
- Бурачниковые 111, 156
- Бурачок 156
- Бурые водоросли См. Водоросли
- Бутень 270
- жестковолосистый 225
- шерстистый 213
- Бутылочное дерево 122, 131
- — австралийское 135

- Валериана 167
- Валериановые 35
- Ваниль 101, 103
- Василек 180, 188
- колючий 189
- ложнофригийский 218
- полевой 77, 80
- синий 54, 77, 80
- Василисник 66
- водосборолистный 208
- малый 169
- Вахта 248
- трехлистная 225, 245
- Вейник Лангсдорфа 228
- незамечаемый 245
- сероватый 214
- сомнительный 157
- Вельвичия 44, 160
- удивительная 10, 16, 16, 160
- Вербеновые 110, 183
- Вереск обыкновенный 31, 56, 211, 216, 218, 221, 246, 269
- Вересковые 33, 88, 111, 192, 242, 244, 255, 262, 263, 267, 277
- Вероника 165
- длиннолистная 213
- персидская 78, 82
- поручейная 226
- седая 171, 173
- Весенник 155
- звездчатый 227
- Веснянка весенняя 156
- Ветреница 184, 227, 230
- амурская 227
- венцевидная 186
- дубравная 18, 19, 20, 213, 213
- лесная 166, 212
- нарциссовая 169
- Взморник 291, 294, 298
- морской 291, 294
- Винная пальма 109
- Виноград 180, 232
- амурский 229
- лесной 213
- Виноградовые 100, 101
- Витекс священный 183
- Вишня кустарниковая 212
- птичья 209
- Водокрас обыкновенный 214, 225
- Водоросли 9—13, 58, 104, 156, 281—283, 282, 289—291, 294—298
- бурые 9, 13, 281, 283, 289—291, 293, 293, 294, 295, 296
- диатомовые 13, 283, 288, 289, 297
- динофитовые 283

- желто-зеленые 13
- зеленые 9, 13, 284, 289, 293, 294, 296
- золотистые 13
- кокколитофоровые 284, 288
- красные 9, 13, 289, 290, 290, 293—296, 295, 297
- кремнистые 283
- пиропитовые 13
- саргассовые 283
- сине-зеленые 9, 13, 58, 144, 156, 158, 284, 289, 293, 297, 298
- сифоновые 289, 293
- харовые 224, 291, 297, 298
- Водяная звездочка 225
- Водяная чума 82, 82, 83, 83
- Водяной орех 110, 225
- Волдырник ягодный 213
- Волжанка обыкновенная 207
- Володушка 37
- Волчегодник книдийский 182
- маслинолистный 182
- Волчник лавровый 207
- понтийский 195
- Волчниковые 170
- Волчье лыко 204, 208, 227
- Вольфия 109, 110
- бескорневая 47, 49, 50
- Воробейник 187
- фиолетовый 209, 211
- Воронец 227
- Вороний глаз 229, 230
- Вороника 218, 243
- Ворсянковые 35
- Восковница обыкновенная 212, 219, 219
- Вострец ложнопырейный 170
- Вяз 35, 57, 67, 69, 71, 197, 204, 206, 227, 229, 231, 243
- американский 174
- белый 174
- гладкий 203, 213, 229
- голый 54
- густой 195
- полевой 211, 213
- пробковый 165
- ржавый 174
- сродный 228
- шершавый 262
- японский 229
- Вязовые 111

- Гадючий лук 184
- Галинзога мелкоцветковая 78, 82
- реснитчатая 79
- Гамамелис 227, 229
- виргинский 231, 231
- Гариманелла моховидная 257
- Гармала чернушкообразная 154, 154
- Гвоздика 171, 188
- ползучая 255
- Гвоздичное дерево 110
- Гвоздичные 87, 156, 180
- Гевея 107, 110, 131
- бразильская 107, 112
- Геликония 107
- Гераниевые 88, 149
- Герань 155, 230
- лесная 269, 271
- луговая 169, 217, 218
- кроваво-красная 212

- Геснериевые 62, 180
- Гиацинт 165, 167
- равновершинный 182
- Гибискус 46, 147
- Гикори 64, 67, 229
- Гименофилловые 102
- Гинкго 16, 17, 63, 64
- Гинкговые 58
- Гиппеаструм 190
- Гладыш прусский 211, 216
- Гледичия 227
- Глициния кустарниковая 232
- Глоссоптерисовые 58
- Гнездовка азиатская 229
- настоящая 242
- Головчатый тисс 196, 197
- Голокучник Линнея 242
- Голосеменные 13, 33, 53, 55, 58, 62, 160, 192, 277
- Голубика 28, 214, 221, 243, 245, 246, 247, 255, 267
- Голубоглазка 190
- Гониолимон красивый 172, 173
- Гордовина См. Калина-гордовина
- Горец живородящий 273
- земноводный 225
- змеиный 217, 218
- почечуйный 77
- щавелелистный 77
- Горечавка 35, 216
- бесстебельная 269
- весенняя 272, 273
- желтая 269, 270, 274
- Клузия 41, 274
- Коха 41
- легочная 216, 219, 219
- лежащая 170, 173
- полевая 216
- семираздельная 269, 271
- точечная 267, 267
- Горицвет 165
- Горичник болотный 214
- лекарственный 213
- олений 211
- Горноколосник колючий 172, 173
- Горошек лесной 208
- Гортензия дуболистная 231
- Граб 56, 57, 67, 71, 72, 202, 206, 208, 227, 229
- восточный 195
- обыкновенный 203, 204, 207, 208, 211
- Гравилат горный 272, 274
- речной 48
- Гребенщик 145, 148, 183
- Гребенщиковые 145, 148, 156
- Гречишные 144, 145, 154, 156, 189, 190
- Грибы 12, 13, 33, 101
- плесневые 14
- Гроздовник 218
- Груша обыкновенная 211
- уссурийская 227
- Грушанка 242, 262
- красная 169, 169
- Грушанковые 33, 242, 262
- Грыжник гладкий 264
- Губоцветные 170, 180, 184, 187, 188, 215
- Гудьера ползучая 33, 33, 242
- Гулявник 81
- высокий 82
- ирио 82



— Лёзеля 82, **82**  
Гусиный лук 155, 165, 167  
— — желтый **208**

Дакридиум 198  
Двукрылоплодниковые 87, 97, 110, 111  
Двулепестник 227  
— альпийский 242  
Двусемянник альпийский 275  
Девичий виноград пятилисточковый 232  
Девясил иволистный 227  
Делессерия 281  
Дерево джати 123  
Дерево какао 108  
Дерево-кошелёк 126  
Дерева 149, 187  
Дёрен 204  
— кроваво-красный 209, **209**, **211**  
— Натела **197**, 198  
Держи-дерево 182, 187  
Десмодиум 231  
Джужун 144, 145, 148, 156  
Дзельква 64  
— граболистная 195  
Диалепсия лапландская **254**, 255  
Диатомовые водоросли *См.* Водоросли  
Дикая рябинка 80  
Дикий перец 227  
Динофлагелляты 283, 284, 288  
Дицентра 230  
Дороникум австрийский 269, **270**  
— Клузия **274**, 275  
Драконово дерево 87, 180  
Дрема красная 218  
Дремлик болотный 220, **221**  
Дриада восьмилепестная 66, **254**, 257, 273  
Дрок 148, 211  
Дуб 26, 47, 55, **56**, **57**, **67**, 69, 71, 72, 74, 75, 111, 126, 128, 180, 183, 188, 189, 193, 195, 197, 204, 206, 208, 211, 212, 227, 229—231  
— австрийский 205  
— бархатистый 231  
— валлонов 183  
— виргинский 126  
— каменный 181, **181**, 184, 190, 210  
— Келлога **229**  
— красный 230, **231**  
— крупноплодный 174, **175**, 231  
— крупночешуйчатый 183  
— кустарниковый 184, **186**  
— лузитанский 183  
— монгольский 228  
— обыкновенный 165, 213  
— португальский 183  
— пробковый 182, **185**  
— пушистый 199, 205, 211, **212**  
— скальный 183, 204, 209, 211  
— хермесовый 184  
— черешчатый **203**, 204, 209, 211, 232  
Дубровник 184  
— горный 215  
— пурпуровый 215  
— чесночный 211  
Дугласова пихта 230  
Дудник 228  
— лесной 213  
— медвежий 229  
Дум-пальма 132, 148  
Дурнишник беловатый **48**

— обыкновенный 80, **81**  
Дымянка лекарственная 77, **81**

Ежовник коротколистный 154, **154**, **155**  
Ель 26, 35, 55, 71, 72, 204, 213, 221, 238, 240, 242, 243, 262, 265, 273  
— белая 232  
— восточная 262  
— канадская 238, **239**, 243, **251**, 253  
— красная 263  
— обыкновенная 45, **56**, 207, 238, 240, 262, 264, **265**  
— сибирская 238, **239**, 240, **251**, 253  
— ситхинская 238  
— черная 238, **239**, **251**, 253  
— Энгельмана 263  
Ериантус краснеющий 157  
Ерика древовидная 180, 183, 184, 195, 277  
— крестовидная 219, **219**  
— пепельная 219, **219**  
— прутьевидная 182

Жабрица 216  
— конская 216  
Жарновец 211  
Жгун-корень сомнительный 213  
Железница 187  
Желто-зеленые водоросли *См.* Водоросли  
Жень-шень 227, 228  
Жеруха лекарственная 226  
Жестер 188, 204, 227, 228  
— вечнозеленый 184, **186**  
— даурский 229  
— шафранный 189  
Живокость 156  
— высокая 269  
— губоцветная 169  
— крупноцветковая 170  
— полевая 77  
Жимолость 204, 227  
— вьющаяся 211  
— Рупрехта 229  
Жирянка альпийская 270, **272**, 273  
— обыкновенная 220, **221**  
Житняк 167  
Жужун *См.* Джужун

Зайцевхвост яйцевидный 183  
Занникеллия 298  
— болотная 291  
Заразиха 215  
Заразиховые 33  
Звездчатка дубравная 213  
— жестколистная 209  
— средняя 16, 77  
— топяная 214, 225  
Зверобой большой 228  
— красивый 211  
Зверобойные 103, 110.  
Зейдлия 156  
Зеленчук желтый 165  
Зеленые водоросли *См.* Водоросли  
Земляника 228  
Земляничное дерево 180, 181, 183, 188  
— — красное 195  
— — крупноплодное **181**, 184  
Злаки 35, 55, **57**, 66, 74, 77, 108, 110, 123—127, 129, 132, 133, **133**, 135, 141, 146—148, **147**, 153, 155—157, 161, 163—165, 167, 169—172, 174—176, 180, 183, 187,

189, 190, 206, 216, 227, 230, 257, 258, 268, 269, 277, 279, **279**, 280  
— туссоковые 278—280  
Змееголовник Руйша 169  
Золотарник широколистный 230  
Золотистые водоросли *См.* Водоросли  
Зонтичные 86, 88, 197, 211, 213, 216  
Зопник 184  
— клубненосный 170, **171**, **173**  
Зубровка альпийская 257  
Зубянка 206

Ива 33, 55, **56**, **57**, 66, 155, 157, 174, 204, 212, 213, **223**, 225—227, 229, 230, 232, 238, 255, 256, 264  
— Гумбольдта 108  
— древовидная 255  
— заостренная 155  
— корзиночная 181  
— лапландская 255  
— ломкая 213  
— пепельная 214  
— полярная 256, 257  
— пятитычинковая 220  
— сетчатая **254**, 273  
— травянистая **272**, 275  
— туполистная 270, **271**  
— ушастая 214  
— чернеющая 213  
Иван-да-Марья 209  
Иглица подъязычная 195  
Иерихонская роза 37  
Иллициум анисовый 197  
Ильмовые 33, 195  
Имбирные 95, 193  
Индигонос 147  
Индигофера 147  
Индийский лавр 123, 124  
Индийский лотос 110  
Инжир 46, 180  
Ирга круглолистная 211  
Ирис 165  
Ирисовые 149  
«Исландский мох» 244, **254**  
Истод обыкновенный **217**, 218  
Истодовые 191  
Иудино дерево 180

Каваниллезия 122  
Кадило мелиссолистное **209**, 211  
Казуарина 192  
Казуариновые 88  
Кактусовые (кактусы) 87, 102, 121, 122, 131, 133, 134, 146, 151, 158, **159**, 174, 189, **278**, 279  
Каланхоэ 122  
Калевасовое дерево **104**  
Календула 187  
Каликант цветущий 230, **231**  
Калина 204  
Калина-гордовина 43, 211  
Калина лавролистная **181**, 182, 184  
— обыкновенная 213  
Калипсо луковичная **241**  
Калужница болотная 225  
Кальмия широколистная 263  
Кальцеолярия 190  
Камелия 197  
— японская 195, **196**  
Камнеломка 256, 257, 275



- жестколистная 273
- метельчатая **272**, 273
- моховидная 66
- серовато-голубая **272**, 273, 275
- снежная 66, **254**
- супротивнолистная 66
- Камнеломковые 190
- Камфорный лавр 195, **196**
- Канатчиковые 88, 191
- Кандык 230
- Канновые 87
- Каперсовые 130, 145, 147, 148
- Капоковое дерево 108, 124
- Капустные 87
- Капуциновые 87
- Карагана 154
- Бунге **154**, **157**
- Кария 229, 231
- белая 231, **231**
- Каркас 64, 229
- южный 205
- Касатик 184, 187
- аировидный 214, **222**, 225
- безлистный 216
- водный 214
- Кемпфера 228
- русский 169, **169**
- сибирский 216
- тигровый 171
- Касатиковые 149
- Кассиопея 255
- четырехгранная **254**, 255, 257
- Кастанопсис 64
- длиннозаостренный 195
- Катран приморский 39
- татарский 37
- Качим арециевидный 188
- метельчатый 37
- Каштан 47, 111, 193, 199, 229
- городчатый 229
- зубчатый 231
- настоящий 47, **203**, 205
- японский 229
- Кедр атласский 181
- гималайский 263
- европейский 47
- ливанский 181, **182**
- Кедровый стланник 238, 255
- Кейтониевые 58
- Келерия 167
- Кизил 230, 232
- Кизильник 169
- черноплодный 212
- Кипарис 180, 197
- вечнозеленый **181**
- Кипарисовик нутканский 263
- Кипрей 35
- Флейшера 264
- Кирказон 101
- изящный **103**
- Кирказоновые 101
- Кислица 190, 227
- обыкновенная 207, 242, 289
- Кисличник двухстолбчатый 275
- Кладония 222
- Кладрастис 230
- Клевер 165
- бурый 264
- люпиновый 227
- подземный 187
- ползучий 218
- Клён 35, 69, 188, 197, 204, 206, 227, 228, 229, **230**, 231, 243
- американский 174, 231
- дланевидный **226**, 229
- красный 231
- ложноплатановый **203**, 204, 207, 258, 262
- мелколистный 228
- монпельский 211
- платановидный 165, 204, 209
- полевой 209
- приречный **226**, 228
- сахаристый **175**, 231
- светлый 195
- серебристый 174, 231
- татарский 165, 212
- Траутфеттера 262, 263
- ясенелистный 174, **175**, 231
- Кленовые 86
- Клеома 147
- Клопогон 228
- Клюква 245, 246, **246**
- болотная 28, 221
- четырехлепестная 221, **247**
- Княженика **254**, 255
- Княжик сибирский 245
- Ковыль 167, 168, 176, 187, 216
- волосатик **166**, **171**
- Крылова 170
- перистый **166**
- Козелец 35, 155
- Козлобородник 35, 165
- луговой **33**, 77, **217**, 218
- Кокосовая пальма **38**, 39
- Кокушник рогатый 33
- Кола 109, **112**
- блестящая 109
- заостренная 109
- Колокольчик 165, 180, 228
- альпийский **272**, 274
- крошечный **274**, 275
- персиколистный **166**
- раскидистый 77
- Колокольчиковые 278
- Колосняк европейский 206
- песчаный 39
- Кольник округлый **217**, 218, **272**, 273
- Колючелистник 156
- Колючий дрок 183, 184, **186**
- — европейский 219
- Колючник бесстебельный 218
- Коммелиновые 95
- Конский каштан 193, 197, 205
- — калифорнийский 188
- Копеечник 154
- Копытень 230
- европейский 165
- Коричное дерево 110, **112**
- Коровяк 180
- фиолетовый 216
- Короставник 166
- Коротконожка 187
- перистая 211
- Косогорник белый 230
- пурпуровый 206
- Костенец (папоротник) 41
- Костенец зонтичный (сем. гвоздичных) 156, 216
- Костер 156, 176, 215
- прямой 215
- ржаной 77
- Кофе 109
- аравийский 109, **112**
- высокий 109
- конголезский 109
- либерийский 109
- Кошачья лапка двудомная 218
- Крапива двудомная 16, 80, 213, 270
- жгучая 16, 81
- Крапивные 195, 198, 232
- Краснопузырник 227
- Красные водоросли См. Водоросли
- Красоднев 227, 228
- малый 228
- Креозотовый куст 153
- Крестовник 35, 165, 278
- весенний **33**, 36
- дубравный **268**
- приручейный 225
- скученный **34**, 36, **36**
- цинерариевый 183, **189**
- Крестоцветные 87, 147, 180
- Криптомерия 64
- японская 197
- Кровохлебка аптечная 169
- Крокус 184
- Круглоспинник обратнойцевидный 171
- Крупка 167, 275
- вечнозеленая **274**
- сомнительная 275
- Крушина 209
- ломкая 214
- Крушиновые 131, 148, 190, 192
- Кубышка 225
- желтая 225
- Кувшинка 109, 110, 112
- белая **222**, **224**, 225
- красная **111**
- чистобелая 224
- Кувшиночник 111
- Куколь обыкновенный 77, **81**
- Кукуруза 113
- Кукушкин лён 242
- Кульбаба щетинистая 269
- Куннингамия ланцетная **196**, 197
- Купальница 228
- азиатская 169, **169**
- европейская **217**, 218
- Купена 230
- аптечная 211, 227
- мутовчатая 206
- Курильский чай мелколистный 169, **170**
- Куропаточья трава 66, **71**
- Кутровые 33, 35, 107
- Лаванда 187
- стэхадская **186**
- Лавр 180
- благородный 184, 195, **196**
- канарский 194
- Лавровишня лекарственная 195, **196**
- падуболистная 189, **190**
- Лавровые 107, 190, 193, 194, 198
- Лагерстремия красивая **123**, 124
- Ладанник 182—184, 187
- шалфеелистный **180**, 184, **186**
- шерстистый **186**
- Ладьян трехнадрезный **241**, 242



- Ламинария 290  
 — пальчато-рассеченная 290, 293  
 — сахаристая 290, 293  
 — северная 290, 293  
 Ландыш майский 209, 293  
 Лапина 64, **67**  
 — ясенелистная 195  
 Лапорея канадская 232  
 Лапчатка 165  
 — белая **209**, 212  
 — бесстебельная 171  
 — золотистая **272**, 274  
 — песчаная 216  
 — стеблевая 275  
 Ластовневые 35, 87, 122, 134, 149  
 Лебеда 81  
 — красивоплодная 39  
 — лоснящаяся 81  
 — почти голая 39  
 — прибрежная 39, 40  
 Лепидокарпон 59  
 Леспедеца двуцветная 227, 228  
 Леукорхис беловатый 218  
 Лецитидовые 107  
 Лещина 47, **56**, **57**, **67**, 69, 71, 165, 188, 204, 209, 229  
 — маньчжурская 228  
 — разнолистная 227, 228  
 — рогатая **197**, 198  
 Лжетсуга тиссолистная 230  
 Лигустикум мутеллиновый 269, 275  
 Ликвидамбар **67**  
 — смолоносный 230, **231**  
 Лилейные 87, 88, 149, 167, 182, 192, 194  
 Лилиецветные 153  
 Лилия даурская 228  
 — однобратственная 269, **271**  
 — узколистная 170, **171**, **173**  
 Лимодорум 182, **186**  
 — недоразвитый 212  
 Лимон 180  
 Лимонник 227  
 — китайский **226**, 229  
 Линнея северная 49, **241**, 242  
 Липа 55, **57**, **67**, 69, 204, 206, 227, 228, 229, 231, 243  
 — американская 174, **175**  
 — амурская 229  
 — крупнолистная **54**, 204, 208  
 — сердцелистная 26, 165, **203**, 204, **207**, 208  
 Липовые 111  
 Лисохвост луговой 216  
 Лиственница 20, **237**, 238, **240**, 245, 265, 273  
 — американская 238, **239**, 253  
 — даурская 228, **237**, 238, **239**, **243**, 244, **251**, 253  
 — европейская **237**, **239**, 265  
 — сибирская 168, **237**, 238, **239**, **251**, 253  
 Листовик сколопендровый 208  
 Литрея едкая 190, **190**  
 Лихнис сверкающая 228  
 Лишайники 10, 13, 85, 102, 103, 144, 156, 160, 177, 248, 251, 255, 276, 277, 280, 293  
 — корковые 158, 257, **275**  
 — кустистые 158, 222, 244, 256, 257  
 — листоватые 257  
 — накипные 158, 257  
 Лобелиевые 278  
 Лобелия 278  
 — Дортманна 224  
 Ломонос 227  
 — восточный 157  
 Лопух 81  
 — большой 81  
 Лотос **111**, 112  
 Лох 157  
 Луазелеурия лежащая 261  
 Лук карликовый 184  
 — медвежий **208**, 213  
 — розовый 183  
 Лунник оживающий 208  
 Льянка 187  
 Любка двулистная 227  
 Люпин лисохвостовидный 279  
 Лютик 155, 165, 167, 256  
 — аконитолистный 269  
 — альпийский **272**, 273  
 — ледниковый **41**  
 — плавающий **222**, 225  
 — платанолистный 208, 213, **268**  
 — приальпийский **41**  
 — снежный 276  
 Лютиковые 87, 227  
 Люцерна маленькая **48**  
 Лягушечник 225  
 Ляденец веничный 189  
 Маакия амурская 227, 229  
 Маврикиева пальма 108  
 — — винная 132  
 — — извилистая 132  
 Магнолиевые 33, 227  
 Магнолия **67**, 193, 197, 205, 227, 229, 268  
 — звездчатая **226**, 227  
 — крупнолистная 231  
 — крупноцветковая **231**, **231**  
 Майник 227  
 — двулистный 242  
 Мак 77, 156  
 — альпийский **274**, 275  
 — самосейка 55, **80**  
 Маковые 188  
 Макроцистис грушевидный 290  
 Мальвовые 147  
 Мамонтово дерево 10, 17, 18, 63, 64, **67**, 193, 197, 290  
 — — вечнозеленое 18, **196**, **197**  
 — — гигантское 10, 18, **194**, **196**, 198  
 Манго 110  
 — индийское **112**  
 Мандарин 180  
 Манжетка 267  
 — пятилистная 275  
 Маниок 113  
 Мараду 123  
 Марантовые 95  
 Маревые **57**, 147, 148, 154, 156  
 Мареновые 95, 109, 111, 195  
 Маршанция многообразная 14  
 Марь белая 16, 77, 80  
 — многосеменная 77  
 — сизая 80  
 Марьянник дубравный 209, **209**  
 — луговой 209  
 Маслина См. Оливка  
 Маслинные 33  
 Масличная пальма 109, 113  
 Масляное дерево 126, **127**  
 Мастиковое дерево 184  
 Медвежий корень **217**, 218  
 Медуница лекарственная **208**, 209, 213  
 — темная 165  
 — узколистная 212  
 Мезембриантемум 149  
 Мелиевые 110, 111, 195  
 Метасеквойя 17, 18  
 Метельник прутьевидный 180  
 Меч-трава 109  
 — обыкновенная 225  
 Мимозовые 98, 100, 107, 109, 111, 121, 122, 147, 149  
 Минуарция 256  
 — арктическая 257  
 — весенняя 41  
 — очитковидная 273, 275  
 Миомбо 127, 128  
 Мирзиновы 194  
 Мирикария германская 264, **264**  
 Миробалановое дерево 124  
 Мирт 180, 183, 190  
 — обыкновенный 182, 184  
 Миртовые 109, 192  
 Мискантус 228  
 Млечник приморский 40  
 Многоножка обыкновенная **54**  
 Многоплодниковые 193  
 Многорядник копьевидный 267, **267**  
 — шиповатый 208  
 Можжевельник 48, 181, 188, 264  
 — красный 184, **186**  
 — крупноплодный 183  
 — ладанный 181  
 — обыкновенный 219, 269  
 — сибирский 245  
 Мокрица 16, 77  
 Молиния синяя 211  
 Молодило отпрысковое 273  
 — паутинистое **274**, 275  
 Молокан татарский **81**, 82  
 Молочай 87, 134, 149, 188  
 — болотный **34**, **36**, 37  
 — древовидный 184  
 — канделябровидный 130, 134  
 — колючий **189**  
 — крупнорогий 134  
 — миндалевидный 207  
 Молочайные 97, 107, 111, 122, 131, 134, 146, 149, 190  
 Монстера **103**  
 Монция ключевая 225  
 Мопане 128  
 Морковник луговой 216  
 Морозник 205  
 — пахучий 211  
 Морошка 66, **247**, 255  
 Морская горчица **34**, 39, **39**  
 Морская капуста 39  
 Морской лук 183  
 Мохообразные 13, 14  
 Мускатник душистый 110, **112**  
 Мускатниковые 87, 107  
 Мхи 14, 33, 53, 85, 95, 100, 102, 144, 177, 193, 198, 199, 225, 240, 242, 245, 255—257, 270, 275, 277, 281, 289  
 — бурые 220, 246, 248  
 — гипновые 220, 242, 246  
 — листовые 15  
 — печеночные 14, 102, 275



— сфагновые 111, 214, 220, 221, 223, 224, 243, 246, 246, 255, 277  
 — торфяные 220, 243, 277  
 Мыльное дерево 190, 190  
 Мытник 172, 228  
 — желтый 173  
 — краснеющий 173  
 — мутовчатый 272, 274  
 — Эдера 274  
 Мята полевая 77  
 Мятлик 167, 176, 216  
 — альпийский 269  
 — — живородящий 269, 271  
 — кистевидный 171  
 — луковичный 155, 166  
 — однолетний 16  
 Надбородник безлистный 241, 242  
 Нартеций костоломный 219, 219  
 Нарцисс 184  
 — поэтический 187  
 Настурциевые 87  
 Настурция 190  
 Наяда маленькая 50  
 Недотрога мелкоцветковая 82, 83  
 — обыкновенная 213  
 Незабудка 165  
 Незабудочник карликовый 274, 276  
 Неклен 209  
 Неоттианта клобучковая 241, 242  
 Непентесовые 87  
 Нисса 67  
 — водная 197  
 Нителистник сибирский 172  
 Ногоплодник 197, 198, 277  
 — серповидный 196  
 Ногоплодниковые 193  
 Ночесветка 284  
 Облепиха 56, 57, 66  
 Овес посевной 56  
 Овсяница 167  
 — алтайская 257  
 — бороздчатая 155  
 — высокая 165  
 — гигантская 165  
 — лесная 165  
 Однодольные 281, 291  
 Одноцветка одноцветковая 33, 241, 242, 262  
 Одуванчик 32  
 — лекарственный 32, 35  
 Ожика беловатая 207  
 — волосистая 209, 242  
 — лесная 267  
 Окотилло 153  
 Олеандр 180, 181, 181, 183  
 «Олений мох» 244, 254  
 Оливка 177, 178, 180, 181, 181, 183, 184  
 — бородавчатая 192  
 Оляха 34, 57, 67, 69, 71, 195, 204, 206, 225, 227, 238  
 — зеленая 270, 273  
 — клейкая 54, 213, 214  
 — кустарниковая 273  
 — морщинистая 232  
 — серая 213  
 Омела 48  
 — белая 47  
 Опунция 151, 174  
 21 Ф. Фукарек и др., т. 2

Орех 67, 229  
 — грецкий 47  
 — маньчжурский 228  
 Орешник 47, 56, 165, 197  
 Орляк 15, 135, 183  
 — обыкновенный 15, 15, 211  
 Орхидные (орхидеи) 14, 31, 33, 34, 45, 100, 101, 107, 109, 111, 122, 131, 182—184, 187, 192, 197, 198, 206, 212, 215, 216, 218, 242, 274, 276  
 Осина 165, 168, 209, 227, 238  
 Осока 66, 87, 165, 167, 214, 220, 223, 230, 248, 255, 256  
 — блестящая 255  
 — вздутая 220, 221  
 — волосистая 165  
 — высокая 214, 220, 225  
 — двутычинковая 225, 245  
 — Дэвелла 220  
 — желтая 220  
 — заостренная 214  
 — искривленная 274  
 — крепкая 272, 273, 274  
 — метельчатая 220  
 — плетевидная 245  
 — просяная 216  
 — пустынная 155  
 — расставленная 213  
 — стройная 220  
 — твердоватая 171  
 — топяная 221, 224, 246, 247  
 — черная 216  
 — шершавоплодная 225, 245  
 — Шмидта 227  
 Осоковые 33, 35, 111, 147  
 Осокорь 155, 212  
 Остролодочник дерновинный 172  
 — железистый 170  
 Офрис 182, 186, 215  
 — зеркальная 184  
 — мухоносная 34, 42, 42  
 Очанка 218  
 Очеретник 219  
 — белый 224  
 Падуб 26, 195, 230  
 — остролистный 25, 26, 34, 203, 205, 211  
 — парагвайский 198  
 Пальмы 62, 94, 100, 108—110, 115, 124, 132, 133, 187, 193, 195, 197  
 Пандановые 87, 110  
 Панданус 112  
 Панкраций иллирийский 182  
 Папоротники 14, 15, 33, 53, 58, 95, 100, 102, 106, 109, 111, 115, 123, 144, 153, 193, 194, 198, 206, 208, 229, 242, 268, 276, 278, 281, 289  
 Папоротникообразные 53, 58  
 Парнолистник 145, 149, 157  
 — желтодревесинный 154  
 Парнолистниковые 130, 145, 147, 148  
 Паслен сладко-горький 214  
 Пасленовые 111, 187  
 Пастбищный райграс 218  
 Пастушья сумка 16, 156  
 Пеларгония 88, 192  
 Первоцвет 165  
 — высокий 227  
 — золотистый 275  
 — маленький 275

— мучнистый 19, 20, 220  
 Первоцветные 87  
 Перелеска остролопастная 230  
 Перец черный 110, 112  
 Перловник 176, 206, 227  
 — одноцветковый 206  
 — реснитчатый 215  
 — шероховатый 190  
 Персея индийская 194  
 Петров крест чешуйчатый 209  
 Песколюб песчаный 39  
 Песчанка 156  
 — моховидная 10  
 Пеумус больдо 190, 190  
 Печеночница остролопастная 230  
 Пижма дважды-перистая 255  
 — обыкновенная 80  
 Пиния 180, 182, 183  
 Пион белоцветковый 228  
 — Марьин корень 169, 169  
 Пираканта красная 184  
 Пихта 31, 35, 67, 71, 72, 181, 204, 206, 238  
 — бальзамическая 232, 238, 239, 243  
 — белая 30, 31, 56, 203, 206, 231, 262  
 — великолепная 263  
 — гималайская 263  
 — греческая 181  
 — европейская 31  
 — замечательная 263  
 — испанская 181  
 — кавказская 262  
 — Лоуа 263  
 — миловидная 263  
 — Нордманна 262  
 — одноцветная 198  
 — сибирская 238, 240  
 — стройная 263  
 — субальпийская 263  
 — фразера 263  
 — цельнолистная 228  
 Платан 180, 205, 229  
 — американский 197  
 — восточный 183  
 — западный 174, 175, 197, 231  
 Платицериум оленерогий 102, 105  
 Плаун 33, 53, 58, 198, 242, 245  
 — альпийский 218  
 — булабовидный 56  
 — годичный 242  
 — сплюснутый 242  
 Плаунок 57, 66, 95, 100, 144, 277, 289  
 — плауновидный 56, 270, 271  
 Плевел многолетний 218  
 Плющ 195  
 — обыкновенный 56, 205  
 Повилика японская 227  
 Повой заборный 213  
 Повойничек 224  
 Подбел дубровник 224, 246, 246, 247, 255  
 Подбельник альпийский 267, 267  
 Подладанник 184  
 Подлесник 230  
 Подмаренник 165  
 — душистый 165  
 — лесной 209  
 — настоящий 171, 171  
 — трехцветковый 242  
 Подорожник 57, 147, 187  
 — альпийский 269  
 — большой 16



- ланцетный 56
- приморский 34, 40, 40
- Подбельник обыкновенный 242, 262
- Покрытосеменные 13, 33, 53, 55, 58, 62
- Полевица собачья 216
- Полевичка 147, 176
- малая 155
- Политрихум сжатый 245, 246, 248
- Пололепестник зеленый 217, 218, 274
- Полушник 224
- Полынь 57, 66, 81, 153, 154, 155, 171, 189, 264
- мутеллиновая 275
- обыкновенная 80
- приморская 40, 155
- холодная 170, 170
- Поповник 165
- Поташник 37, 156
- Прибрежница одноцветковая 223, 224
- Пролеска 184
- сибирская 165
- Пролесник многолетний 165, 206
- Проломник карликовый 272, 274
- многоцветковый 275
- седой 171
- швейцарский 275
- Просвирник пренебреженный 81
- Просо 77, 148, 172
- Просовые 126, 129, 176
- Прострел 216
- альпийский 41
- весенний 274
- желтеющий 169, 169
- луговой 216
- обыкновенный 31, 215, 215
- раскрытый 166, 241, 245
- серножелтый 41
- Турчанинова 171, 173
- Протейные 62, 62, 88, 121, 134, 191, 192
- Псилофиты 58
- Птелея трехлистная 33, 35
- Птицемлечник 192
- Птичья гречиха 16
- Пузырчатка 148, 192
- Пупырик узловатый 48
- Пустырьник обыкновенный 81, 81
- Пухонос дернистый 219, 219
- Пушица 35, 56, 245, 248, 255
- влагищная 214, 221, 221, 224, 246, 246
- многоколосковая 33, 214
- тонкая 245
- узколистная 214, 220, 221
- широколистная 220
- Пуэрария 227
- Пшеница 77
- однозернянка 77
- Пыльцеголовник 207
- Пырей 155, 156
- ветвистый 155
- гребенчатый 155
- гребневидный 170
- сибирский 155

- Равноплодник 228
- Райграс высокий 216, 217
- Ракита 213
- Раковые шейки 218
- Рамишия однобокая 242

- Рапонтикum одноцветковый 172, 173
- Раффлезия 100
- Рдест 15, 37, 110, 148, 226
- альпийский 226
- блестящий 222, 225
- гребенчатый 298
- нитевидный 298
- остролистный 225
- Ревень низкий 154, 154
- Резеда 147
- Резуха альпийская 275
- Ремнелёпестник козлинный 215, 215
- Ремнецветник 46
- Ремнецветниковые 46, 123
- Реомюрия джунгарская 154, 154
- Репешок пахучий 48
- Репник многолетний 37
- Рестионовые 62, 88, 191, 192
- Рогоз 109, 148, 225
- бледный 157
- слоновый 157
- Роголистник 148
- погруженный 37, 50
- полупогруженный 50
- темно-зеленый 225
- Рогульник 110
- Родиола розовая 274, 275
- Рододендрон 195, 205, 228, 230, 232, 262, 263, 266, 267, 268, 276
- даурский 168, 169, 228
- желтый 262
- жестковолосый 41, 267
- кавказский 267, 268
- Кочи 267, 268
- мелколистный 245
- понтийский 195, 196
- ржавый 41, 267
- Рожковое дерево 180, 184
- Розмарин 186, 187
- Розовые 87, 88, 188, 190, 191, 277
- Ромашка лекарственная 77
- пахучая 82, 82
- Росьянка 183, 192, 246
- английская 225
- круглолистная 33, 56, 221, 247
- промежуточная 219, 219
- Росьянковые 33
- Ротанг 100, 103, 109
- Руппия 298
- морская 291
- Рута 190
- Рутовые 33, 155, 192, 227
- Рябина 48, 267
- глоговина 203, 211
- обыкновенная 48, 165, 258
- шведская 19
- Рябчик широколистный 269, 271
- Ряска 109, 110, 148, 225
- малая 15, 16

- Сабаль 197
- Сабельник болотный 221, 225, 246
- Саговниковые 58, 195
- Саксаул 141, 147
- белый 156
- черный 154, 154, 156
- Сальвиния 110
- плавающая 225
- Самшит вечнозеленый 195
- Сансевьера 87, 122, 134

- цилиндрическая 130
- Санталовое красное дерево 35
- Сантолина кипарисовидная 183
- Сапотовые 107, 110
- Саргассум 291
- Саррацения пурпурная 247, 248
- Сарсазан шишковатый 148, 156
- Сассапариль 194
- высокий 195
- шероховатый 182
- Сафлор 187
- Сахарный тростник дикий 157
- Сведа 148, 156
- приморская 40, 41
- Свербига 155, 165
- европейская 37, 37
- Сверция многолетняя 270, 271
- Свинчатковые 156
- Свитения крупнолистная 107
- Свободногодник колючий 227
- Седмичник европейский 241, 242
- Секвойя 18
- вечнозеленая 197
- Селезёночник 213
- Селин 147, 148
- Сельдерейные 86
- Семенные папоротники 58
- Серапиас 186
- Сердечник горький 225
- Серебряное дерево 192
- Серпуха красильная 211
- Сеслерия голубая 273, 274
- двурядная 274
- Сиббальдия распростертая 275
- Сигиллярия 224
- Сикомор 181
- Симплокос 197
- Синеголовник 37
- равнинный 216
- Сине-зеленые водоросли См. Водоросли
- Синюха голубая 169, 169, 220, 255
- Синяк 81
- обыкновенный 81, 81
- Сирень 227
- амурская 229
- Ситник 49, 55, 216
- балтийский 19
- жабий 49
- Жерара 40
- луковичный 224
- почти узловатый 220
- развесистый 49
- тонкий 49
- трехраздельный 274, 275
- Ситняг яйцевидный 224
- Скерда 35, 165
- двулетняя 54, 77, 218
- Скупия 187, 205
- Сланогодниковые 88
- Слива колючая 211
- Сложноцветные 33, 35, 108, 111, 122, 149, 151, 180, 184, 187, 188, 190, 192, 218, 278
- Слоновая пальма 190
- Слоновая трава 132
- Смирновия туркестанская 156
- Смолёвка 188
- бесстебельная 257
- поникшая 227
- хлопущка 41
- Смородина черная 214



Сныть 228  
Солерос 40, 41, 148  
— европейский 40, 44, 293  
— травянистый 156  
Солнцецвет 56, 57, 66, 215  
— монетолистный 215  
Солодка голая 157  
Солонечник льновидный 31, 216  
Сольданелла крошечная 275  
Солянка 147, 148, 156  
— калийная 40  
— чумная 37  
Солянокососник 156  
Сорговы 129  
Сосна 30, 35, 45, 55, 57, 66, 69, 72, 75, 126, 188, 197, 204, 212, 223, 224, 238, 243, 248, 265  
— алеппская 181, 183  
— Банка 238, 244  
— болотная 197  
— веймутова 232  
— герцинская 262  
— гималайская веймутова 263  
— горная 220, 221, 265, 266, 268, 273  
— горная веймутова 263  
— Жеффрея 263  
— итальянская 183  
— канарская 195  
— карибская 126  
— кедровая 238, 240, 240  
— — европейская 47, 265, 268, 273  
— корейская 229  
— кубинская 126  
— Ламберта 198  
— лесная 168  
— Муррея 263  
— обыкновенная 30, 33, 45, 45, 54, 66, 67, 168, 209, 220, 221, 227, 238, 243, 244, 253  
— остистая 263  
— приморская 183  
— Роксбурга 263  
— сахарная 198  
— сибирская 228, 238, 239, 240, 240  
— тропическая 126  
— черная 181  
Сосновые 33  
Соссюрея 228  
— альпийская 255  
Сочевичник 165  
— весенний 165, 206, 208  
Спаржа персидская 157  
Спарманния африканская 192  
Спельта 77  
Спирея 168  
— водосборолистная 168  
— средняя 212  
Стагачка однолистная 34  
Стеблелист василисниковидный 230  
Стеллера карликовая 170, 173  
Стеркулиевые 109, 195  
Стеркулия 195  
Стиракс японский 229  
Страстоцвет 101  
Страстоцветные 101  
Страусник обыкновенный 213  
Стреллист обыкновенный 37  
Строфант 35  
— щетинистоволосистый 33  
Сумах 149, 192, 232

Сумаховые 109, 110, 131, 190  
Сусак зонтичный 37  
Сушеница приземистая 275  
Схеноплектус озерный 222, 225  
Схенус ржавый 220  
Сциадопитис 64, 67  
— мутовчатый 196, 197  
Сыть 109, 147  
— бурая 224  
Таволга 228  
— вязолистная 213  
— камчатская 229  
— обыкновенная 213  
Таволжанка 165  
Тайник сердцевидный 241, 242  
Таксодиевые 193  
Тамус обыкновенный 195  
Татарник 80, 81  
— колючий 81  
Тагет 184  
Телекия прекрасная 268  
Телиптерис болотный 222, 225  
— буковый 242  
Телорез алоэвидный 225  
Термопсис ланцетный 171, 173  
Тёрн 211  
Терновник 165  
Тиковое дерево 123, 123  
Тилландсия 197, 277  
Тимофеевка 156  
— альпийская 269  
— луговая 216, 217  
Типчак 167  
Тисс 67, 204, 206, 207  
— дальневосточный 228  
— остроконечный 228  
— ягодный 48, 205  
Тмин обыкновенный 218  
Тола 279, 280  
Толокнянка 188, 189  
— войлочная 189, 190  
— обыкновенная 245  
Толстянка 122  
— древовидная 149  
Толстянковые 134, 146, 149  
Тонколистниковые 102, 276, 277  
Тонконог 167  
— сизый 155  
— тонкий 170  
Тополь 35, 155, 157, 204, 206, 227, 238  
— бальзамический 238  
— дельтовидный 174  
— дрожащий 227, 238  
— душистый 229  
— канадский 174, 231  
— Максимовича 229  
— осинообразный 238  
— черный 155, 212  
Тофилдия чашецветная 220, 221, 270, 271  
Трава антилоп 132  
Трава туссок 161, 176  
Травяные деревья 16, 135, 192  
Триллим 230  
Трифоль 225  
Трищитинник 218  
— луговой 269  
Тростник 56, 109, 148, 223, 224, 225  
— обыкновенный 15, 35, 157  
Трясунка 176, 182

Тсуга 67  
— канадская 230—232  
— Мертенса 263  
Турча болотная 214  
Тутовые 87, 98, 103, 111  
Тыквенные 33, 34  
Тырса 168  
Тэйковое дерево 123  
Тюльпан 155, 167  
— дикий 187  
Тюльпанное дерево 33, 34, 64, 229, 230, 231, 231  
Унаби 131  
Уруть 225  
— колосистая 37, 298  
— мутовчатая 225  
Усnea бородастая 262  
Фацелия пижмолистная 189  
Ферула обыкновенная 184  
Фиалка 165, 230  
— двухцветковая 270, 271  
— лысая 214  
— топяная 214  
— удивительная 165  
— шпоровидная 269  
Фига 46  
Фикус 63, 87, 110, 197, 205  
Филирея Медведева 195  
— узколистная 185, 186  
— широколистная 181  
Филлодоце голубая 254, 255  
Финиковая пальма 141, 148  
Фисташка 180, 181, 183, 187  
— мастиковая 181, 184  
Фисташковые 109  
Французский райграсс высокий 55  
Фукус 290, 293  
— пальчатый 281, 290  
— пузырчатый 281, 290  
Хаменерион узкий 264  
Хара 298  
Хвойник 148  
Хвойниковые 148, 227  
Хвойные 17, 58, 75, 193, 195, 197, 198, 226, 233, 238, 253, 262, 263  
Хвостосемянник 184  
Хвощ 33, 53, 58  
— ветвистый 157  
Хинное дерево 112  
Хионантус виргинский 230  
Хлебное дерево 110  
— — обезьян 128  
Хмелеграб 67, 231  
— обыкновенный 203, 205  
Хмель обыкновенный 213  
Хорда 281  
Хохлатка полая 208, 213  
Христовы тернии 182  
Хурма кавказская 195  
— обыкновенная 195  
Цветковые растения 13, 281, 291  
Цеанотус клинолистный 190  
Цезальпиниевые 107, 109, 110, 121, 126, 127  
Цекропия 97, 107, 108  
Цельнолистник 155



— даурский 172, 173  
Цератония стручковая 180, 184  
Цератоптерис 110  
Цереус 122  
Церцис 188  
Цетрария клобучковая 254  
— снежная 254  
Цикламен 182  
Цимбария даурская 171, 173  
Цинанхум сибирский 157  
Цитрусовые 180  
Цицербита альпийская 208, 268, 269, 270  
Цмин 183, 187, 280  
Цмин стэхадский 189

Чай 193, 195, 196  
Чайные 193, 194  
Чамиз 188, 189, 190  
Частуха подорожниковая 15  
Чашецветник цветущий 230  
Чемерица 166, 228  
— белая 269, 270  
Черёда трехраздельная 48  
Черемуха 213  
Черемша 213  
Черешня 209  
Черника 48, 208, 219, 221, 242, 243, 246, 262, 267  
Черничник кавказский 195, 262  
Чернобыльник 80  
Черноголовник колючий 180, 188, 189  
Чернокорень лекарственный 48  
Чернушка 187  
Чертополох 35  
— замаскированный 213  
— курчавый 80  
— поникший 80  
Чилибуха 124  
Чилим 225  
Чина черная 209, 211  
Чистоуст величавый 211  
— Клэйтона 232

— коричный 232  
Чистяк весенний 209  
Чубушник 227, 228  
Шалфей 165, 189  
— клейкий 49  
— лекарственный 187  
— луговой 215  
Шаровница точечная 215  
Шейхцерия болотная 28, 221, 224, 246, 247  
Шелковица 227  
Шерстяное дерево 46, 124  
Шикша 255, 256  
— гермафродитная 267, 267  
— черная 218, 246, 255  
Шилица 224  
Шиповник 209  
— иглистый 169, 245  
Шоколадное дерево 99, 108, 112, 113  
Шпажник 192  
— итальянский 184  
Штернбергия желтая 184  
Щавель альпийский 81, 268, 270  
— кислый 55  
— туполистный 80  
Щирица белая 81  
— жминдовидная 82  
— зеленоколосая 81  
Щитовник болотный 214  
— игольчатый 242  
— мужской 56  
Щучка извилистая 207  
Эбеновое дерево 123, 123  
Эбеновые 149  
Эвакс 187  
Эвкалипт 11, 15, 16, 134, 192, 198, 290  
— загнуто-крючковый 192  
— окаймленный 192  
— разноцветный 192  
Эвриала устрашающая 110  
Эдельвейс 10, 171, 274, 276

— альпийский 270, 273  
— бледно-желтый 170  
Элодея канадская 82, 83  
Эммер 77  
Энтада лазящая 100, 104  
Эритрина 46  
Эспарцет 165  
Эфедрa 66, 148  
Эфедровые 145

Юбея замечательная 190  
Южный бук 88, 178, 198  
Юкка 46, 46, 153, 189, 190  
— коротколистная 46  
— нитчатая 46

Яблоня 230  
— лесная 165  
Ярутка 216  
— полевая 77  
— приальпийская 218  
Ясенец белый 209, 212  
Ясень 35, 69, 197, 204, 213, 229, 231  
— белый 205  
— маньчжурский 229  
— носолистный 229  
— обыкновенный 33, 165, 203, 213  
— пенсильванский 174, 175  
Ясколка 49  
— альпийская 10  
Ясменник душистый 48, 206  
Яснотка 211, 227  
Ястребинка 35  
— альпийская 267, 267, 274  
Ятрышник 182  
— дремлик 218  
— обезьяний 215  
— обожженный 218  
— пурпурный 215, 215  
— трехзубчатый 215  
— шлемоносный 215, 215  
Ячмень мышиный 81, 82



# Указатель латинских названий растений

Полужирными цифрами отмечены страницы, на которых помещены рисунки, схемы, диаграммы или фотоснимки

- Abies* 31, 67, 204, 206, 238  
— *alba* 30, 31, 203, 206, 262  
— *amabilis* 263  
— *balsamea* 232, 238, 239, 243  
— *cephalonica* 181  
— *concolor* 198  
— — var. *lowiana* 263  
— *fraseri* 263  
— *holophylla* 228  
— *lasiocarpa* 263  
— *lowiana* 263  
— *magnifica* 263  
— *nordmanniana* 262  
— *pinsapo* 181  
— *procera* 263  
— *sibirica* 238, 240  
— *spectabilis* 263  
— *webbiana* 263  
*Abrus precatorius* 123, 123  
*Abuta* 107  
*Acacia* 88, 147—149  
— *alba* 148  
— *caven* 190  
— *giraffae* 130  
— *harpophylla* 135  
— *nilotica* 130  
— *pennata* 123, 123  
— *senegal* 130, 131, 131  
— *spirocarpa* 121, 130  
— *tortilis* 125, 130  
*Acaena* 88  
*Acantholimon* 188  
— *glumaceum* 189  
*Acanthopanax* 198  
— *sessiliflorum* 226, 227  
*Acanthopeltis* 294  
*Acanthophyllum* 156  
*Acer* 35, 204, 206, 229, 230  
— *campestre* 209  
— *ginnala* 226, 228  
— *laetum* 195  
— *macrophyllum* 188  
— *mono* 228  
— *monspessulanum* 211  
— *negundo* 174, 175, 231  
— *palmatum* 226, 229  
— *platanoides* 165, 204, 209  
— *pseudoplatanus* 203, 204, 207, 258, 262  
— *rubrum* 231  
— *saccharinum* 174, 175, 231  
— *tataricum* 165, 212  
— *trautvetteri* 263  
*Aceraceae* 86  
*Acetabularia mediterranea* 290  
*Aconitum anthora* 227  
— *barbatum* 169  
— *napellus* 213, 269, 270  
— *orientale* 268  
— *variegatum* 213  
*Acorus calamus* 82, 83  
*Acrostichum aureum* 115  
*Actaea* 228  
*Actinidia* 64, 67, 227  
— *arguta* 228  
— *kolomicta* 226, 229  
*Adansonia digitata* 122, 128, 128  
*Adenium obesum* 131, 134  
*Adenophora* 228  
— *liliifolia* 227  
— *stenanthina* 169  
*Adenostoma fasciculatum* 188, 190  
*Adenostyles alliariae* 208, 268, 269, 270  
*Adiantum pedatum* 229  
*Adonis vernalis* 26, 27, 165, 166, 215, 216  
*Aegopodium* 228  
*Aesculus californica* 188  
— *hippocastanum* 205  
*Afzelia africana* 126, 127  
*Agathis* 198  
*Agathosma* 192  
— *capitatum* 191  
*Agave* 87  
*Agrimonia odorata* 48  
*Agropyron* 156  
— *cristatum* 155, 167  
— *pectinatum* 170  
— *pectiniforme* 170  
— *ramosum* 155  
— *sibiricum* 155  
— *smithii* 172  
*Agrostemma githago* 77, 81  
*Agrostis canina* 216  
*Ahnfeltia* 294  
*Ailanthus* 64  
— *altissima* 226, 228  
*Aizoaceae* 16, 88  
*Alaria* 295  
*Albizia julibrissin* 195  
— *procera* 123  
— *stipulata* 123  
*Alchemilla* 267  
— *pentaphyllea* 275  
*Aldrovanda vesiculosa* 50  
*Alisma plantago-aquatica* 15  
*Allium chamaemoly* 184  
— *roseum* 183  
— *ursinum* 208, 213  
*Alnus* 34, 67, 204, 206, 238  
— *fruticosa* 273  
— *glutinosa* 54, 214  
— *incana* 213  
— *rugosa* 232  
— *viridis* 270  
*Aloë* 87, 134, 146, 149, 160  
— *macrantha* 134, 134  
— *peglerae* 150  
— *pillansii* 149  
— *rubrolutea* 134  
*Alopecurus pratensis* 216  
*Alsophila* 276  
*Alyssum* 156  
*Amaranthus albus* 81  
— *blitoides* 82  
— *chlorostachys* 80  
*Amaryllis* 192  
*Amblynotus obovatus* 171  
*Amelanchier ovalis* 211  
— *rotundifolia* 211  
*Ammophila arenaria* 39  
*Ampelodesmos mauritanica* 187  
*Amphiloma elegans* 280  
*Anabasis brevifolia* 154, 154, 155  
*Anacardiaceae* 122, 190  
*Anacardium excelsum* 124  
— *occidentale* 112, 129  
*Anastatica hierohuntica* 37  
*Ancistrophyllum* 109  
*Andira laurifolia* 122  
*Andromeda polifolia* 224, 246, 246, 247, 255  
*Andropogon* 123, 126, 172, 184  
— *gayanus* 129  
— *gerardi* 172  
— *lagurioides* 176  
— *scoparius* 172, 174  
*Androsace chamaejasme* 272, 274  
— *helvetica* 275  
— *incana* 171  
— *vandellii* 275  
*Anemone altaica* 19  
— *amurensis* 227  
— *coronaria* 184, 186  
*Anemone hortensis* 184  
— *harcissiflora* 169  
— *nemorosa* 19, 19, 20, 62, 213, 213  
— — subsp. *amurensis* 19, 20  
— — subsp. *nemorosa* 19  
— — subsp. *quinquefolia* 19, 19  
— *patens* 165  
— *quinquefolia* 230  
— *sylvestris* 165, 166, 212  
— *thalictroides* 230  
*Aneurolepidium pseudoagropyron* 171  
*Angelica* 228  
— *sylvestris* 213  
— *ursina* 229  
*Angiospermae* 13, 55, 58  
*Angraecum* 109  
— *sesquipetale* 45  
*Annonaceae* 62  
*Antelaea azidarachta* 124  
*Antennaria dioica* 218  
*Anthelia juratzkyana* 275  
*Antidesma* 111



*Antithamnion* 290  
*Apeiba* 111  
*Aphanizomenon* 297  
— *flos-aquae* 298  
Apiaceae 87  
Apocynaceae 35, 98, 107  
*Aponogeton* 110  
*Arabis alpina* 275  
Araceae 193  
Araliaceae 197  
*Araucaria* 198  
— *angustifolia* 197  
— *araucana* 198  
Araucariaceae 193  
*Arbutus* 180, 188  
— *andrachne* 181, 195  
— *unedo* 181, 181, 184  
*Arctium lappa* 81  
*Arctostaphylos* 188  
— *alpina* 245, 255  
— *tomentosa* 189, 190  
— *uva-ursi* 245  
*Arctous alpina* 245, 254, 255  
Arenaria 156  
— *musciiformis* 10  
*Argyrodema* 151  
— *roseum* 150  
*Arisaema triphyllum* 230  
*Arisarum vulgare* 184  
*Aristida* 147, 156  
— *karelini* 156  
— *pungens* 148  
*Aristolochia* 101  
— *elegans* 103  
*Armeria maritima* subsp. *bottendorffensis* 19, 41  
— — subsp. *halleri* 41  
*Arnica montana* 217, 218  
*Arrhenantherum elatius* 55, 216, 217, 218  
*Artemisia* 66, 154, 171, 189, 264  
— *frigida* 170, 170  
— *maritima* 40, 155  
— *mutellina* 276  
— *vulgaris* 80  
*Artocarpus* 112  
*Arum maculatum* 208, 213  
*Aruncus dioicus* 208  
— *vulgaris* 207, 208  
*Arundinella anomala* 228  
*Asarum* 230  
— *europaeum* 165  
Asclepiadaceae 35, 87, 111  
*Ascophyllum nodosum* 293  
*Asparagus persicus* 157  
*Asperula odorata* 48, 206  
*Asphodelus* 184  
— *albus* 186  
*Asplenium* 109  
— *adulterinum* 41  
— *cuneifolium* 41  
— *hemionitis* 195  
— *nidus* 102, 105  
*Aster* 228  
*Aster alpinus* 272, 274  
— *linosyris* 31, 216  
Asteraceae 35  
*Asteromphalus* 283  
*Astilbe* 228  
*Astragalus* 147, 156, 180, 216, 275  
— *denudatus* 188

— *exscapus* 215, 216  
— *glycyphyllos* 211  
— *tragacantha* 188, 189  
*Astrantia major* 269, 270  
*Atragene sibirica* 245  
*Atriplex calotheca* 39  
— *glabriuscula* 39  
— *litoralis* 39, 40  
— *nitens* 81  
*Aucoumea klainiana* 98  
*Aulacomnium* 256  
*Austrocedrus chilensis* 190  
*Avicennia* 114, 115  
— *africana* 113  
— *germinans* 113  
— *marina* 113, 114  
*Azolla* 109, 110  
*Azorella* 88, 279  
— *diapensioides* 280  
— *yarita* 88  
  
Bacillariophyta 13  
Bacteriophyta 13  
*Bactris gasipaes* 108  
— *subglobosa* 124  
*Balanites* 148  
— *aegyptiaca* 130, 131  
*Ballota nigra* 81  
Balsaminaceae 96  
*Bangia fuscopurpurea* 292, 293  
*Banksia* 192  
— *coccinea* 191  
— *integrifolia* 134  
*Barlia longibracteata* 184  
*Bauhinia* 107  
— *racemosa* 123  
— *smilacina* 101  
*Begonia* 100, 102  
*Beilschmiedia* 198  
— *miersii* 190  
*Bellevallia sarmatica* 167  
*Berberis* 204  
— *amurensis* 227  
— *vulgaris* 211  
*Bertholletia excelsa* 107, 112  
*Betonica grandiflora* 269, 271  
*Betula* 34, 67, 204, 206, 238  
— *dahurica* 228  
— *ermani* 238, 251, 253  
— *exilis* 245, 255  
— *fruticosa* 245  
— *humilis* 220, 246  
— *medwedewii* 268  
— *middendorffii* 255  
— *nana* 19, 20, 20, 66, 255, 256  
— *papyrifera* 238  
— *pendula* 66, 209, 221, 226, 238  
— *platyphylla* 168, 228  
— *pubescens* 33, 66, 214, 221, 226, 238, 240  
— *tortuosa* 238, 251, 253  
— *utilis* 264  
Betulaceae 87  
*Bidens tripartita* 48  
Bignoniaceae 34, 98, 190  
*Biscutella laevigata* 273  
Bombacaceae 62, 98  
*Bombax* 46  
*Bonjeania hirsuta* 182

Boraginaceae 156  
*Borassus aethiopum* 132  
*Borosmia* 192  
*Boswellia* 130  
*Bothriochloa lagurioides* 176  
*Botrychium* 218  
*Bouteloua curtipendula* 172  
— *gracilis* 174  
— *hirsuta* 174  
*Bowdichia* 133  
*Brachychiton* 122  
— *rupestris* 135  
*Brachypodium pinnatum* 211  
— *ramosum* 187  
*Brachystegia* 127  
Brassicaceae 87, 147  
*Briza maxima* 182  
— *minor* 182  
— *triloba* 176  
Bromeliaceae 35, 87, 102, 107  
*Bromus* 156, 215  
— *erectus* 215  
— *secalinus* 77  
— *unioloides* 176  
*Bruguiera* 115  
— *gymnorhiza* 113  
Bryophyta 13  
*Bryopsis plumosa* 289, 293  
*Bryum argenteum* 15  
*Buchloe dactyloides* 174  
*Bulbophyllum* 109, 111  
*Bunias* 155  
— *europaea* 37, 37  
— *orientalis* 165  
*Bupleurum* 37  
Burmanniaceae 33  
Burseraceae 62, 109, 122, 130  
*Butea monosperma* 123  
*Butomus umbellatus* 37  
*Butyrospermum parkii* 126, 127  
*Buxus sempervirens* 195  
*Byrsonima* 129, 132, 133  
— *crassifolia* 129  
  
Cactaceae 87, 146  
Caesalpiniaceae 107, 122  
*Cakile maritima* 34, 39, 39  
*Calamagrostis canescens* 214  
— *dubia* 157  
— *langsдорffii* 228  
— *neglecta* 245  
— *rigida* 278, 279  
— *stricta* 245  
*Calamus* 100, 110  
— *niger* 103  
*Calathea* 100  
— *ornata* 101  
*Calceolaria* 190  
*Calendula* 187  
*Calla palustris* 214, 222, 225  
*Callesium grande* 123  
*Calliargon* 246  
*Calligonum* 144, 145, 156  
— *comosum* 148  
*Callistemon citrinus* 191, 192  
*Callithamnion* 290  
*Callitriche* 226  
*Calluna vulgaris* 31, 211, 216, 218, 221, 246, 269  
*Calothrix* 293



- Caltha palustris* 225  
*Calycanthus floridus* 230, 231  
*Calycotome spinosa* 183, 184, 186  
*Calypso bulbosa* 241  
*Calystegia sepium* 213  
*Camellia japonica* 195, 196  
*Campanula* 180, 228  
— *alpina* 272, 274  
— *cochlearifolia* 274, 275  
— *patula* 77  
— *persicifolia* 165, 166  
— *pusilla* 275  
— *sibirica* 165  
Campanulaceae 278  
*Camptothecium* 246  
*Camypylum stellatum* 246  
Cannaceae 87  
Capparidaceae 145  
*Capsella* 156  
— *bursa-pastoris* 16  
*Caragana* 154  
— *bungei* 154, 157  
*Cardamine amara* 225  
*Carduus* 35  
— *crispus* 80  
— *nutans* 80  
— *personata* 213  
*Carex* 87, 230, 248  
— *acutiformis* 214  
— *chordorrhiza* 245  
— *curvula* 274  
— *davalliana* 220  
— *diandra* 225, 245  
— *duriuscula* 171  
— *elata* 214, 220, 225  
— *firma* 272, 273  
— *flava* 220  
— *gracilis* 220  
— *hostii* 155  
— *humilis* 165  
— *inflata* 220  
— *lasiocarpa* 225, 245  
— *limosa* 221, 224, 246, 247  
— *lugens* 255  
— *nigra* 216  
— *panicea* 216  
— *paniculata* 220  
— *pilosa* 165  
— *pachystylis* 155  
— *rariflora* 255  
— *remota* 213  
— *rostrata* 220, 221  
— *rotundata* 255  
— *schmidtii* 227  
— *stenophylla* 167  
*Carlina acaulis* 218  
*Carnegie gigantea* 151, 152  
*Carpinus* 67, 202, 206  
— *betulus* 203, 204, 207, 208, 211  
— *orientalis* 195  
*Carthamus arborescens* 187  
*Carum carvi* 218  
*Carya* 64, 67, 229  
— *alba* 231, 231  
— *tomentosa* 231  
Caryophyllaceae 87, 156  
*Cassiope hypnoides* 257  
— *tetragona* 254, 255, 257  
*Castanea* 111  
— *crenata* 229  
— *dentata* 231  
— *sativa* 203, 205  
*Castanopsis* 64  
— *cuspidata* 197  
*Casuarina* 192  
— *cunninghamiana* 134  
Casuarinaceae 88  
*Cattleya* 107  
— *citrina* 105  
*Caudaria* 283  
*Caulophyllum thalictroides* 230  
*Cavanillesia* 122  
— *arborea* 121, 131  
*Ceanothus* 188, 189  
— *cuneatus* 190  
*Cecropia* 97, 107, 108, 111  
*Cedrus atlantica* 181  
— *deodara* 263  
— *libani* 181, 182  
*Ceiba* 111  
— *pentandra* 108, 124  
Celastraceae 190  
*Celastrus* 227  
*Celtis* 64, 229  
— *australis* 205  
*Centaurea* 180  
— *cyanus* 54, 77  
— *horrida* 188  
— *monanthos* 172  
— *pseudophrygia* 218  
— *spinqsa* 188, 189  
Centrophyceae 283  
*Cephalanthera* 207  
*Cephalotaxus* 197  
— *drupacea* 196  
*Ceramium* 290, 293  
— *diaphanum* 295  
— *rubrum* 295, 297  
*Cerastium alpinum* 10  
— *glomeratum* 49  
— *semidecandrum* 49  
*Cerasus avium* 209  
— *fruticosa* 212  
*Cerataulina* 283  
*Ceratium* 283, 284, 297  
— *longipes* 284  
*Ceratonia siliqua* 180, 184  
*Ceratophyllum* 148  
— *demersum* 37, 225  
— *submersum* 50  
*Ceratopteris* 110  
*Cercidiphyllum* 63  
*Cercidium* 153  
*Cercis* 188  
— *siliquastrum* 180  
*Cereus* 131  
— *jamacaru* 131  
*Ceriops* 115  
— *tagal* 113  
*Cetraria* 244, 255, 256  
— *cucullata* 254  
— *islandica* 254  
— *nivalis* 254  
*Chaerophyllum* 270  
— *hirsutum* 213, 225  
*Chaetoceros* 283, 297  
*Chamaecyparis nootkatensis* 263  
*Chamaedaphne calyculata* 243, 246, 247  
*Chamaenerion angustissimum* 264  
*Chamaerops humilis* 187  
*Chara* 224, 297  
— *aspera* 298  
— *baltica* 298  
— *crinita* 298  
— *hispida* 298  
— *horrida* 298  
Characeae 291  
Chenopodiaceae 147, 156  
*Chenopodium album* 16, 77, 80  
— *glaucum* 80  
— *polyspermum* 77  
*Chionanthus virginiana* 230  
*Chloris* 126  
Chlorophyta 13, 289  
*Chondrus crispus* 290, 292, 293  
*Chorda filum* 296  
*Chrysanthemum bipinnatum* 255  
— *leucanthemum* 165  
Chrysophyta 13  
*Chrysosplenium* 214  
*Cicerbita alpina* 208, 268, 269, 270  
*Cimicifuga* 228  
*Cinchona succirubra* 112  
*Cinnamomum camphora* 195, 196  
— *zeylanicum* 110, 112  
*Circaea* 227  
— *alpina* 242  
*Cirsium* 35, 228  
— *arvense* 80  
— *helenioides* 217, 218  
— *oleraceum* 216  
*Cissus* 100, 101  
*Cistus* 182, 184  
— *albidus* 184  
— *salviifolius* 180, 184, 186  
— *villosus* 184, 186  
*Cladium* 109  
— *mariscus* 225  
*Cladonia* 244, 255, 256  
— *rangiferina* 244, 254  
*Cladophora* 289, 293  
— *glomerata* 296  
— *rupestris* 294  
*Cladrastis* 230  
Clathraceae 100  
*Clathrus chrysomycelinus* 102  
*Clematis* 227  
— *orientalis* 157  
— *sibirica* 245  
*Cleome* 147  
*Clidemia hirta* 126, 127  
*Cliffortia* 191, 192  
*Clivia* 88, 192  
*Clusia* 103  
*Cnidium dubium* 213  
Coccolithophoridophycidae 284  
*Coccolithus fragilis* 284  
— *huxleyi* 284  
— *pelagicus* 284  
*Coccoloba* 124  
*Cocos nucifera* 39  
*Codium fragile* 293  
*Coeloglossum viride* 217, 218, 274  
*Coelogyne* 111  
*Coffea* 109  
— *arabica* 109, 112  
— *canephora* 109  
— *dewevrei* 109  
— *liberica* 109  
*Cola* 109



— *acuminata* 109, 112  
 — *nitida* 109  
*Colchicum autumnale* 217, 218  
 — *speciosum* 269, 271  
*Coleus* 100  
*Colophospermum mopane* 127, 128  
*Comarum palustre* 221, 225, 246  
 Combretaceae 33, 98  
*Combretum* 129  
 Commelinaceae 95  
*Commiphora* 130, 130  
 — *dulcis* 134  
 Compositae 35  
*Convallaria majalis* 209  
*Copernicia* 133  
 — *tectorum* 132  
*Cophira* 126  
*Corallina* 290  
 — *mediterranea* 291  
 — *officinalis* 293  
*Corallorhiza trifida* 241, 242  
*Cordia* 111  
*Cornus* 204, 230  
 — *nuttallii* 198  
 — *purpurea* 232  
 — *sanguinea* 209, 209, 211  
*Corydalis cava* 208, 213  
*Corylus* 67, 188, 204  
 — *avellana* 69, 165, 209  
 — *cornuta* 198  
 — *heterophylla* 227, 228  
 — *manshurica* 228, 229  
*Cotinus coggygria* 187, 205  
*Cotoneaster* 169  
 — *melanocarpa* 212  
*Cotylodon* 149  
*Couma* 107  
*Crambe maritima* 39  
 — *tatarica* 37  
*Crassula arborea* 149  
 — *falcata* 150  
 — *natalensis* 134  
*Crataegus* 209, 227, 230  
*Cratoneuron* 246  
*Crepis* 35  
 — *biennis* 54, 77, 218  
 — *praemorsa* 165  
*Crescentia cujete* 104  
*Croton* 111  
 Cruciferae 87  
*Cryptocarya rubra* 190  
*Cryptomeria* 64  
 — *japonica* 197  
*Cucubalus baccifer* 213  
*Cunninghamia lanceolata* 196, 197  
 Cunoniaceae 198  
*Cupressus sempervirens* 180, 181  
*Curatella* 129, 133  
 — *americana* 129, 132  
*Cuscuta japonica* 227  
*Cussonia barteri* 121  
 Cyanophyta 13, 156  
*Cyathea* 276  
 Cycadaceae 195  
*Cyclamen repandum* 182  
*Cymbaria dahurica* 171, 173  
*Cynanchum sibiricum* 157  
*Cynoglossum officinale* 48  
*Cynomorium coccineum* 180  
 Cyperaceae 111

*Cyperus* 109, 147  
 — *fuscus* 224  
*Cyrtorchis* 109  
*Cystoseria ericoides* 293  
*Cytinus hypocistis* 184  
  
*Dacrydium* 198  
*Dactylorhiza majalis* 216, 217  
*Dalbergia paniculata* 123  
*Daniella* 126  
*Daphne gnidium* 182  
 — *laureola* 207  
 — *mezereum* 204, 208, 227  
 — *oleaefolia* 182  
 — *pontica* 195  
*Dasiphora parvifolia* 169, 170  
*Davalla* 109  
*Deamia* 102  
*Delesseria sanguinea* 290, 293, 295, 295  
*Delphinium* 156  
 — *cheilanthum* 169  
 — *consolida* 77  
 — *cuneatum* 166  
 — *elatum* 269  
 — *grandiflorum* 170  
 — *litwinowi* 166  
 — *rossicum* 166  
*Dendrobium* 111  
*Dendrocalamus strictus* 123  
*Dendromecon* 188  
*Dentaria* 206  
*Derris* 107  
 — *elliptica* 123, 123  
*Deschampsia flexuosa* 207  
*Desmarestia* 291  
 — *viridis* 295, 296  
*Desmodium* 231  
*Dianthus* 188  
 — *dentosus* 255  
 — *repens* 255  
*Diapensia lapponica* 254, 255  
*Dicentra* 230  
*Dicksonia antarctica* 198  
*Dicranum* 242, 256  
 — *scoparium* 242  
 — *undulatum* 242  
*Dictamnus albus* 209, 212  
*Dictyophora indusiata* 102  
 Dilleniaceae 133  
*Dimorphandra* 107  
*Dinizia excelsa* 107  
*Dinophysis* 283  
 — *acuta* 284  
*Diospyros ebenum* 123, 123  
 — *lotus* 195  
 — *melanoxylon* 123  
*Diphasium alpinum* 218  
 Dipsacaceae 35  
 Dipterocarpaceae 87, 97, 110  
*Dipterocarpus* 110  
 — *tuberculatus* 124  
*Disa* 192  
*Dischidia* 111  
*Doronicum austriacum* 269, 270  
 — *clusii* 274, 275  
*Draba aizoides* 274, 275  
 — *dubia* 275  
 — *tomentosa* 275  
 — *verna* 167  
*Dracaena* 87

— *draco* 180  
*Dracocephalum ruyschiana* 169  
*Drepanocladus* 246, 256  
*Drosera* 192, 246  
 — *anglica* 225  
 — *intermedia* 219, 219  
 — *rotundifolia* 35, 221, 247  
 Droseraceae 33  
*Drosophyllum lusitanicum* 183  
*Dryas octopetala* 66, 71, 254, 257  
*Drynaria* 109  
*Dryobalanops* 110  
 — *aromatica* 110  
*Dryopteris carthusiana* 242  
 — *spinulosa* 242  
 — *thelypteris* 214  
  
*Echinochloa pyramidalis* 132  
*Echium vulgare* 81, 81  
*Ectocarpus* 291  
 — *confervoides* 296  
 — *sili culosus* 295  
*Eichhornia crassipes* 109, 110, 111  
*Elachista fucicola* 296  
*Elaeagnus angustifolia* 157  
 — *orientalis* 157  
*Elaeis guineensis* 109  
*Elatine* 224  
*Eleocharis ovata* 224  
*Eleutherococcus senticosus* 227  
*Elizabetha* 107  
*Elodea canadensis* 82, 82, 83, 172  
*Elymus arenarius* 39  
 — *canadensis* 172  
 — *europaeus* 206  
*Empetrum* 256  
 — *hermaphroditum* 267, 267  
 — *nigrum* 218, 219, 243, 246, 255  
*Entada* 107  
 — *scandens* 100, 104  
*Entandrophragma* 98, 109  
*Enterolobium cyclocarpum* 124  
 — *saman* 124  
*Enteromorpha* 289, 292, 293, 295  
 — *compressa* 294  
 — *intestinalis* 296  
 Epacridaceae 88, 192  
*Eperua* 107  
*Ephedra* 66, 148  
 — *alata* 148  
 Ephedraceae 145  
*Epidendrum* 107, 197  
*Epilobium* 35  
 — *dodonaei* 264  
 — *fleischeri* 264  
*Epipactis palustris* 220, 221  
*Epiphyllum* 102  
*Epipogium aphyllum* 241, 242  
*Episcia cupreata* 101  
*Equisetum ramosissimum* 157  
*Eragrostis* 147  
 — *lugens* 176  
 — *minor* 155  
*Eranthis* 155  
 — *stellata* 227  
*Eremospatha* 109  
*Erianthus purpurascens* 157  
*Erica* 88, 188, 190, 191, 191  
 — *arborea* 180, 184, 195, 277  
 — *cinerea* 219, 219



— *scoparia* 182  
 — *tetralix* 219, 219  
*Ericaceae* 33, 55, 88  
*Eriogonum* 189  
*Eriophorum* 35, 245, 248, 255  
 — *angustifolium* 33, 214, 220, 221  
 — *gracile* 245  
 — *latifolium* 220  
 — *polystachyon* 33, 214  
 — *vaginatum* 214, 221, 221, 224, 246, 246  
*Erithrina* 46  
*Eritrichium nanum* 274, 276  
*Erodium cicutarium* 156  
*Erophila verna* 156, 167  
*Eryngium* 37  
 — *campestre* 216  
*Erythrina splendens* 132  
*Erythronium* 230  
*Erythropappus rhinocerotis* 192  
*Escholtzia californica* 189  
*Espeletia* 278  
 — *hartwegiana* 277  
*Eucalyptus* 15, 16, 88, 192  
 — *amygdalina* 11  
 — *diversicolor* 192  
 — *marginata* 192  
 — *odorata* 191  
 — *platyphylla* 134  
 — *redunca* 192  
*Eucelia* 153  
*Eugenia* 109  
 — *caryophyllata* 110  
*Euglenophyta* 13  
*Euonymus* 48, 204, 227, 228, 230  
 — *verrucosa* 165, 212  
*Euphorbia* 87, 149, 160, 188  
 — *amygdaloides* 207  
 — *candelabrum* 130, 134  
 — *dendroides* 184  
 — *fusca* 150  
 — *grandicornis* 134, 134  
 — *palustris* 34, 36, 37  
 — *spinosa* 188, 189  
*Euphorbiaceae* 107  
*Euphrasia* 218  
*Euryale ferox* 110  
*Evax pygmaea* 187  
*Exuviella baltica* 283  
*Fabaceae* 107, 133  
*Fagaceae* 87  
*Fagus* 67, 202, 205, 206  
 — *crenata* 229  
 — *grandifolia* 231  
 — *multinervis* 229  
 — *orientalis* 195, 204, 262  
 — *sylvatica* 26, 31, 203, 204, 205, 208, 262  
*Ferocactus wislizenii* 145, 146, 151, 152  
*Ferula communis* 184  
*Festuca altaica* 257  
 — *altissima* 165  
 — *gigantea* 165  
 — *kilimaniarica* 280  
 — *scirpifolia* 279  
 — *sulcata* 155, 167  
*Ficaria verna* 209  
*Ficus* 63, 87, 103, 110  
 — *aurea* 197  
 — *carica* 46, 180  
 — *hispida* 123  
 — *sycomorus* 181

*Filifolium sibiricum* 172  
*Filipendula* 228  
 — *hexapetala* 165  
 — *kamtschatica* 229  
 — *ulmaria* 213  
 — *vulgaris* 165, 213  
*Fittonia* 100  
 — *verschaffeltii* 101  
*Flacourtiaceae* 190  
*Flindersia* 135  
*Fouquieria splendens* 146, 152, 153  
*Fragaria* 228  
*Frangula alnus* 209, 214  
*Franseria* 153  
*Fraxinus* 35, 204  
 — *excelsior* 33, 165, 203, 213  
 — *mandschurica* 229  
 — *ornus* 205  
 — *pennsylvanica* 174, 175  
 — *rhynchophylla* 229  
*Fritillaria latifolia* 269, 271  
*Fuchsia* 87  
*Fucus* 283  
 — *platycarpus* 293  
 — *serratus* 290, 292, 293, 293, 295  
 — *spiralis* 292  
 — *vesiculosus* 290, 292, 293, 295, 296, 298  
*Fumaria officinalis* 77, 81  
*Furcellaria fastigiata* 293, 295, 296, 297, 298  
  
*Gagea* 155  
 — *bulbifera* 167  
 — *erubescens* 165  
 — *lutea* 208  
 — *pusilla* 167  
*Galatella linosyris* 31, 216  
*Gale palustris* 212  
*Galeobdolon luteum* 165  
*Galinsoga ciliata* 79  
 — *parviflora* 78, 82  
*Galium odoratum* 165, 206  
 — *sylvaticum* 209  
 — *triflorum* 242  
 — *verum* 165, 171, 171  
*Gasteria* 88  
*Gelidium* 290, 294  
*Gelsemium* 197  
*Genista* 211  
 — *saharae* 148  
*Gentiana* 35  
 — *acaulis* 269  
 — *campestris* 218  
 — *clusii* 41, 274  
 — *decumbens* 170, 173  
 — *kochiana* 41  
 — *lutea* 269, 270  
 — *pneumonanthe* 216, 219, 219  
 — *punctata* 267, 267  
 — *septemfida* 269, 271  
 — *verna* 269, 272, 273  
*Geraniaceae* 88  
*Geranium* 155, 230  
 — *pratense* 169, 217, 218  
 — *sanguineum* 212  
 — *sessiliflorum* 279, 280  
 — *sylvaticum* 269, 271  
*Geum montanum* 272, 274  
 — *rivale* 48  
*Ginkgo* 16, 17, 58, 62—64  
 — *biloba* 16, 17

*Gladiolus* 192  
 — *italicus* 184  
*Glaux maritima* 40  
*Gleditschia* 227  
*Globularia punctata* 215  
*Glycyrrhiza glabra* 157  
*Gnaphalium supinum* 275  
*Goniolimon speciosum* 172, 173  
*Gonyaulax* 284  
*Goodyera repens* 33, 33, 242  
*Gracilaria* 290, 294  
*Grimmia* 257  
*Gunnera* 88, 276  
*Gymnadenia conopsea* 33  
*Gymnocarpium dryopteris* 242  
*Gymnospermae* 13, 55, 160  
*Gynerium sagittatum* 109  
*Gypsophila aretioides* 188  
 — *paniculata* 37  
  
*Haberlea* 180  
*Hagenia abyssinica* 277  
*Halidrys siliquosa* 292, 293, 296  
*Halimeda* 290  
*Halocnemum strobilaceum* 148, 156  
*Halosphaera viridis* 284  
*Halostachys* 156  
*Haloxylon* 147  
 — *aphyllum* 154, 154, 156  
 — *persicum* 156  
*Hamamelis* 227, 229  
 — *virginiana* 231, 231  
*Haplophyllum* 155  
 — *dahuricum* 172, 173  
*Harpagophytum procumbens* 48, 49  
*Harrimanella hypnoides* 257  
*Haworthia* 88  
*Hedera* 195  
 — *helix* 205  
*Hedysarum* 154  
*Helianthemum* 66, 215  
 — *nummularium* 215  
*Helichrysum* 280  
 — *stoechas* 183, 187, 189  
*Heliconia* 46, 107  
*Heliocarpus* 111  
*Helleborus* 205  
 — *foetidus* 211  
*Hemerocallis* 228  
 — *minor* 228  
*Hepatica acutiloba* 230  
*Heracleum* 228  
 — *dulce* 229  
 — *mantegazzianum* 269  
 — *sphondilium* 270  
*Herniaria glabra* 264  
*Heterostemon* 107  
*Hevea* 107, 131  
 — *benthamiana* 107  
 — *brasiliensis* 107, 110, 112  
*Hibiscus* 46, 114, 147  
*Hieracium* 35  
 — *alpinum* 267, 267, 274  
*Hierochloë alpina* 257  
*Hildenbrandia prototypus* 290, 290, 295, 296  
*Himantoglossum hircinum* 215, 215  
*Hippeastrum* 190  
*Hippophaë* 66  
*Holarrhenia dysenteriacā* 123  
*Holosteum umbellatum* 156, 216



- Homogyne alpina* 267, 267  
*Hoodia* 149, 160  
— *dregei* 150  
*Hopea* 110  
*Hordelymus europaeus* 206  
*Hordeum murinum* 81, 81  
*Hortensia scandens* 198  
*Hottonia palustris* 214  
*Hoya* 111  
*Huernia* 149  
— *oculata* 134, 134  
— *zebrina* 150  
*Huerniopsis* 149  
— *atrosanguinea* 150  
*Humulus lupulus* 213  
*Huperzia selago* 241, 242  
*Hutchinsia alpina* 275  
*Hyacinthus fastigiata* 182  
— *leucophaeus* 165  
*Hydnophytum* 111  
*Hydrangea quercifolia* 231  
*Hydrocharis morsus-ranae* 214, 225  
*Hylocereus* 102  
*Hylocomium splendens* 242, 242  
*Hymenophyllaceae* 102, 277  
*Hymenophyllum* 102  
— *tunbridgense* 195  
*Hyoseris radicata* 184  
*Hyparrhenia* 126  
*Hypericum ascyron* 228  
— *pulchrum* 211  
*Hyphaena thebaica* 132, 148  
*Hypopitys monotropa* 242, 262  
  
*Ibicella lutea* 48, 49  
*Icacinaceae* 109  
*Ilex* 230  
— *aquifolium* 25, 26, 34, 203, 205, 211  
— *canariensis* 195  
— *paraguariensis* 198  
*Illicium anisatum* 197  
— *religiosum* 197  
*Impatiens noli-tangere* 213  
— *parviflora* 82, 83  
*Indigofera* 147  
*Inga* 112  
*Inula salicina* 227  
*Iris aphylla* 165, 216  
— *chamaeiris* 187  
— *kaempferi* 228  
— *pseudacorus* 214, 222, 225  
— *pumila* 167  
— *ruthenica* 169, 169  
— *sibirica* 216  
— *sisyrinchium* 184  
— *tigrida* 171  
*Isobertlinia* 126  
— *dalziellii* 126  
— *doka* 126  
*Isoetes echinospora* 224  
— *lacustris* 224  
*Isopyrum* 228  
  
*Jovibarba sobolifera* 273  
*Jubaea spectabilis* 190  
*Juglans* 67, 229  
— *manshurica* 228  
*Juncus* 216  
— *baltica* 19  
— *bufonius* 49  
— *bulbosus* 224  
— *effusus* 49  
— *gerardii* 40  
— *subnodulosus* 220  
— *tenuis* 49  
— *trifidus* 274, 275  
*Juniperus* 48  
— *communis* 219, 269  
— *macrocarpa* 183  
— *nana* 264  
— *oxycedrus* 184, 186  
— *sibirica* 245  
— *squamata* 264  
— *thurifera* 181  
  
*Kalanchoe farinacea* 134, 134  
— *robusta* 134  
*Kalidium* 156  
*Kalmia latifolia* 263  
*Kandelia* 115  
— *candel* 113, 114  
*Kentrophyllum arborescens* 187  
*Khaya* 98, 109  
*Kleinia* 151, 188  
*Knautia arvensis* 166  
*Koeleria cristata* 172  
— *glauca* 155  
— *gracilis* 167, 170  
*Koompassia excelsa* 110  
  
*Lactuca tatarica* 81, 82  
*Laelia* 107  
*Lagerstroemia speciosa* 123, 124  
*Laguncularia* 114  
— *racemosa* 113, 113, 114  
*Lagurus ovatus* 183  
*Laminaria* 290, 295  
— *digitata* 290, 292, 293, 295, 296  
— *hyperborea* 290, 292, 293, 295  
— *saccharina* 290, 292, 293, 295, 296  
*Lamium* 227  
— *galeobdolon* 165  
*Laportea canadensis* 232  
*Larix* 20, 238  
— *americana* 238, 239, 253  
— *dahurica* 228, 237, 238, 239, 243, 244, 251, 253  
— *decidua* 237, 239, 265  
— *laricina* 253  
— *sibirica* 168, 237, 238, 239, 251, 253  
*Larrea divaricata* 153  
*Laserpitium prutenicum* 211, 216  
*Laternea columnata* 102  
*Lathraea squamaria* 209  
*Lathyrus niger* 209, 211  
— *vernus* 165, 206  
*Lauraceae* 62, 107, 193  
*Laurocerasus ilicifolia* 189, 190  
— *officinalis* 195, 196  
*Laurus canariensis* 194  
— *nobilis* 180, 184, 195, 196  
*Lavandula stoechas* 186, 187  
*Lecythidaceae* 107  
*Ledum palustre* 28, 214, 220, 224, 236, 243, 243, 245, 247, 255, 256  
*Lemairocereus thurberi* 151, 152  
*Lemna* 109, 110, 148, 225  
— *minor* 15, 16  
*Leontodon hispidus* 269  
*Leontopodium* 276  
— *alpinum* 270  
— *campestre* 170  
— *ochroleucum* var. *campestre* 170  
*Leonurus cardiaca* 81, 81  
*Lepidocarpon* 59  
*Lepidophyllum quadrangulare* 279, 279  
*Lespedeza bicolor* 227, 228  
*Leucadendron* 88  
— *argenteum* 191, 192  
*Leucanthemum vulgare* 165  
*Leucojum vernum* 208, 213  
*Leucorchis albida* 218  
*Leucospermum bolusii* 191, 192  
*Lichenes* 13  
*Lichina confinis* 293  
*Ligularia* 228  
— *sibirica* 227  
*Ligusticum mutellina* 269, 275  
*Ligustrum* 204  
— *vulgare* 211  
*Liliaceae* 87  
*Lilium dahuricum* 228  
— *monadelphum* 269, 271  
— *tenuifolium* 171, 173  
*Limodorum abortivum* 182, 186, 212  
*Linaria* 187  
*Linnaea borealis* 49, 241, 242  
*Linosyris* 192  
*Liquidambar* 67  
— *styraciflua* 230, 231  
*Liriodendron* 35, 64, 230  
— *tulipifera* 33, 231, 231  
*Listera cordata* 241, 242  
*Lithocarpus* 197, 198  
*Lithoderma* 291  
*Lithophyllum* 290, 293  
*Lithops* 151, 160  
— *divergens* 150  
*Lithospermum purpureo-coeruleum* 209, 211  
— *suffruticosum* 187  
*Lithothamnion* 290, 293  
— *lenormandi* 290  
— *polymorphum* 295  
*Lithraea caustica* 190, 190  
*Littorella uniflora* 224  
*Livistonia sinensis* 195  
*Lobelia* 278  
— *bequaertii* 278, 279  
— *deckenii* 278  
— *dortmanna* 224  
*Lobeliaceae* 278  
*Loganiaceae* 107, 197  
*Loiseleuria procumbens* 261  
*Lolium perenne* 218  
*Lomentaria* 293  
*Lonicera* 204, 227  
— *periclymenum* 211  
— *ruprechtii* 229  
*Loranthaceae* 123  
*Loranthus* 46  
— *acaciae* 46  
*Lotus scoparius* 189  
*Luchea* 111  
*Lumnitzera racemosa* 113  
*Lunaria rediviva* 208  
*Lupinus alopecuroides* 279  
*Luzula albida* 207  
— *luzuloides* 207  
— *pilosa* 209, 242  
— *sylvatica* 267



- Lychnis fulgens* 228  
*Lycium* 149  
— *intricatum* 187  
*Lycopodium* 198  
— *alpinum* 218  
— *annotinum* 242  
— *complanatum* 242  
*Lygeum spartum* 187  
*Lyngbya* 293  
  
*Maackia amurensis* 227, 229  
*Macaranga* 97, 111  
*Macrocystis pyrifera* 290  
*Macrozamia* 192  
*Macrozanonia macrocarpa* 33, 34  
*Maerua* 148  
*Magnolia* 67, 227, 229  
— *grandiflora* 231, 231  
— *macrophylla* 231  
— *stellata* 226, 227  
Magnoliaceae 63  
*Majanthemum* 227  
— *bifolium* 242  
*Malaxis monophyllos* 34  
Malpighiaceae 133  
*Malus* 230  
— *sylvestris* 165  
*Malva neglecta* 81  
*Mammillaria microcarpa* 151, 152  
*Mangifera indica* 110, 112  
*Manihot dichotoma* 131  
— *glaciovii* 131  
*Maranta* 100  
Marantaceae 95  
*Marchantia polymorpha* 15  
*Matricaria chamomilla* 77  
— *discoidea* 82  
— *matricarioides* 82, 82  
— *recutita* 77  
*Matteuccia struthiopteris* 213  
*Mauritia flexuosa* 108, 132  
— *vinifera* 132  
*Maxillaria* 107  
*Medicago minima* 48  
*Medinilla* 111  
*Meesea triquetra* 246  
*Melaleuca* 88  
*Melampyrum nemorosum* 209, 209  
— *pratense* 209  
*Melandrium rubrum* 218  
Melastomataceae 87, 111, 126  
Meliaceae 35, 98, 109, 191  
*Melica* 227  
— *aspera* 190  
— *ciliata* 215  
— *rigida* 176  
— *uniflora* 206  
*Melittis melissophyllum* 209, 211  
*Membranoptera alata* 290, 295, 296  
Menispermaceae 107  
*Mentha arvensis* 77  
*Menyanthes* 248  
— *trifoliata* 225, 245, 246  
*Mercurialis perennis* 165, 206  
*Mesembryanthemum* 88, 149, 151  
*Metasequoia* 18, 18, 62  
— *glyptostroboidea* 17  
*Meum* 218  
— *athamanticum* 217, 218  
Mimosaceae 98, 107  
  
*Minuartia* 256  
— *arctica* 257  
— *sedoides* 273, 275  
— *verna* subsp. *hercynica* 41  
*Miscanthus* 228  
*Molinia coerulea* 211  
*Moneses uniflora* 33, 241, 242, 262  
Monimiaceae 190  
*Monostroma* 289  
— *balticum* 294  
*Monotropa hypopitys* 242, 262  
*Monstera* 100  
— *deliciosa* 103  
*Montia fontana* 225  
*Montrichardia arborescens* 109  
*Mora excelsa* 108  
— *paraensis* 108  
Moraceae 87, 98  
*Morus* 227  
*Muraltia* 191  
*Musa* 46  
*Musanga* 111  
— *cecropioides* 97  
*Muscari* 184  
*Mutinus bambusinus* 102  
Mycophyta 13  
*Myosotis sylvatica* 165  
*Myrica gale* 212, 219, 219  
*Myricaria germanica* 264, 264  
*Myriophyllum spicatum* 37, 298  
— *verticillatum* 225  
*Myristica fragrans* 110, 112  
Myristicaceae 87, 107  
*Myrmecodia* 111  
Myrsinaceae 194  
Myrtaceae 122  
*Myrtus communis* 180, 182, 184  
  
*Najas minor* 50  
*Narcissus* 184  
— *poeticus* 187  
— *tazetta* 184  
*Nardus stricta* 218, 269  
*Narthecium ossifragum* 219, 219  
*Nasturtium officinale* 226  
*Nauclea* 126  
*Nelumbo nucifera* 110, 111  
*Nemalion multifidum* 296  
*Neoglaziova concolor* 131  
*Neotinea intacta* 182  
*Neottia asiatica* 229  
— *nidus-avis* 242  
*Neottianthe cucullata* 241, 242  
Nepenthaceae 87  
*Nepenthes* 111  
*Nereocystis* 295  
*Nerium oleander* 180, 181, 181  
*Nigella* 187  
*Noctiluca miliaris* 284, 284  
— *scintillans* 284  
*Nodularia* 297  
— *spumigena* 298  
*Nothofagus* 88, 198  
— *cunninghamii* 198  
*Nuphar luteum* 225  
*Nymphaea alba* 222, 224, 225  
— *candida* 224  
— *capensis* 110  
— *coerulea* 110  
— *lotus* 110  
  
— *miqrantha* 110  
— *rubra* 110, 111  
— *stellata* 110  
*Nymphoides* 110  
*Nypa fruticans* 115  
*Nyssa* 67  
— *aquatica* 197  
Nyssaceae 197  
  
*Ochroma* 111  
— *lagopus* 97, 108  
Olacaceae 109  
*Olea europaea* 177, 180, 181  
— *verrucosa* 192  
*Oncidium* 107  
*Oncocalamus* 109  
*Onobrychis sativa* 165  
— *viciifolia* 165  
*Onopordon acanthium* 81  
*Ophrys* 184, 215  
— *apifera* 182  
— *bombyliflora* 183  
— *insectifera* 34, 42, 42  
— *lutea* 183  
— *muscifera* 42  
— *scolopax* 182, 186  
— *speculum* 184  
*Opuntia bigelovii* 146, 151, 152  
— *engelmannii* 151, 152  
— *occidentalis* 189  
Orchidaceae 14  
*Orchis militaris* 215, 215  
— *morio* 218  
— *papilionacea* 182  
— *picta* 182  
— *purpurea* 215, 215  
— *simia* 215  
— *tridentata* 215  
— *ustulata* 218  
*Oreopanax* 276  
*Ornithocereus* 283  
*Ornithogalum* 192  
— *tenuifolium* 167  
Orobanchaceae 33  
*Orobancha* 215  
*Orobancha albus* 165  
— *vernus* 165, 206, 208  
*Orostachys spinosa* 172, 173  
*Oroya suboculata* 278  
*Orthilia secunda* 242  
*Osmunda cinnamomea* 232  
— *claytoniana* 232  
— *regalis* 210  
*Ostrya* 67  
— *carpinifolia* 203, 205  
*Oxalis* 190  
— *acetosella* 207, 242, 289  
*Oxycoccus quadripetalus* 221, 245, 246, 246, 247  
*Oxyria digyna* 275  
*Oxytropis caespitosa* 172  
— *glandulosa* 170  
  
*Paeonia albiflora* 228  
— *anomala* 169, 169  
*Paliurus aculeatus* 182  
— *spina-christi* 182, 187  
*Paludella squarrosa* 246  
*Panax schin-seng* 228  
*Pancratium illyricum* 182



- Pandanaceae 87, 112  
*Pandanus* 112  
*Panicum* 126, 172, 176  
   — *turgidum* 148  
   — *virgatum* 172  
*Papaver* 77, 156  
   — *alpinum* 274, 275  
   — *rhoeas* 55  
*Paris* 229  
*Parkia* 107  
*Parthenocissus quinquefolia* 232  
*Paspalum* 176  
*Passiflora* 101  
*Pedicularis* 228  
   — *flava* 172, 173  
   — *oederi* 274  
   — *rubens* 172, 173  
   — *verticillata* 272, 274  
*Peganum nigellastrum* 154, 154  
*Pelargonium* 160, 192  
*Peltogyne* 107  
 Pennatophyceae 283  
*Pennisetum purpureum* 132  
*Pentacme suavis* 123, 124  
*Pentaschistis* 280  
*Peperomia* 103  
*Peridinium* 284  
   — *divergens* 284  
*Persea indica* 194  
*Petasites* 227  
   — *albus* 213, 225  
   — *hybridus* 213  
   — *japonicus* 229  
*Peucedanum cervaria* 211  
   — *officinale* 213  
   — *palustre* 214  
*Peumus boldus* 190, 190  
*Phacelia tanacetifolia* 189  
 Phaeophyta 13, 289  
 Phallaceae 100  
*Phellodendron amurense* 227  
*Philadelphus* 227, 228  
*Phillyrea angustifolia* 184, 186  
   — *latifolia* 181  
   — *medwedewii* 195  
*Philodendron* 101  
*Philonotis fontana* 225  
*Phleum* 156  
   — *alpinum* 269  
   — *pratense* 216, 217  
*Phlomis lychnitis* 184  
   — *tuberosa* 171, 173  
*Phoenix acaulis* 124  
*Phragmites* 109, 148  
   — *communis* 15, 35, 157, 225  
*Phycodrys sinuosa* 290  
*Phylla* 192  
*Phyllanthus emblica* 123  
*Phyllitis scolopendrium* 208  
*Phyllodoce coerulea* 254, 255  
*Phyllophora* 290, 293  
   — *brodiaei* 295, 296, 298  
*Phyllospadix* 291  
*Physostigma venenosum* 101, 103  
*Phyteuma orbiculare* 217, 218, 272, 273  
*Picea* 204, 238  
   — *abies* 45, 207, 238, 240, 262, 265  
   — *alba* 232  
   — *canadensis* 238, 239, 243, 251, 253  
   — *engelmannii* 263  
   — *glauca* 243, 253  
   — *mariana* 238, 239, 251, 253  
   — *obovata* 238, 239, 240, 251, 253  
   — *orientalis* 262  
   — *rubens* 263  
   — *rubra* 263  
   — *sitchensis* 238  
*Pilea* 101  
   — *cardierei* 100  
*Piliostigma thonningii* 126, 127  
*Pinguicula alpina* 270, 272, 273  
   — *vulgaris* 220, 221  
*Pinus* 204, 238  
   — *aristata* 263  
   — *banksiana* 238, 244  
     — *canariensis* 195  
   — *caribaea* 126  
   — *cembra* 47, 265, 268  
     — var. *sibirica* 228, 240  
   — *contorta* var. *latifolia* 263  
   — *coraiensis* 229  
   — *cubensis* 126  
   — *excelsa* 263  
   — *halepensis* 181, 183  
   — *jeffreyi* 263  
   — *lambertiana* 198  
   — *leucodermis* 181  
   — *montana* 220  
   — *monticola* 263  
   — *mugo* 220, 221, 265, 268  
   — *murrayana* 263  
   — *nigra* 181  
   — *palustris* 197  
   — *peuce* 181  
   — *pinaster* 183  
   — *pinea* 180, 182, 183  
   — *pumila* 238, 255  
   — *roxburghii* 263  
   — *sibirica* 228, 238, 239, 240  
   — *strobilus* 232  
   — *sylvestris* 30, 33, 45, 45, 66, 67, 168, 209, 220, 221, 227, 238, 243, 253  
     — var. *hercynica* 262  
   — *tropicalis* 125, 126  
*Piper nigrum* 110, 112  
*Piptochaetium* 176  
*Pistacia lentiscus* 180, 181, 181, 184  
*Pistia stratiotes* 109, 109, 110, 111  
*Planctoniella* 283  
*Plantago* 147, 279  
   — *alpina* 269  
   — *major* 16  
   — *maritima* 34, 40, 40  
   — *psyllium* 187  
*Platanthera bifolia* 227  
*Platanus* 229  
   — *occidentalis* 174, 175, 197, 231  
   — *orientalis* 180, 183, 205  
*Platyterium* 102, 109  
   — *alcicorne* 105  
*Plectonema* 293  
*Pleiospilos* 151  
   — *prismaticus* 150  
*Pleurozium schreberi* 242  
*Plocamium* 290  
   — *coccineum* 291  
 Plumbaginaceae 156  
*Poa* 216  
   — *alpina* 269  
   — — var. *vivipara* 269, 271  
   — *annua* 16  
   — *botryoides* 171  
   — *bulbosa* 155  
   — — var. *vivipara* 155, 166, 167  
   — *flabellata* 161  
   — *lanigera* 176  
 Podocarpaceae 193  
*Podocarpus* 197, 198, 277  
   — *falcatus* 196  
*Polemonium coeruleum* 169, 169, 220, 255  
*Polygala vulgaris* 217, 218  
 Polygonaceae 145  
*Polygonatum* 230  
   — *odoratum* 227  
   — *officinale* 211, 227  
   — *verticillatum* 206  
*Polygonum amphibium* 225  
   — *aviculare* 16  
   — *bistorta* 217, 218  
   — *lapathifolium* 77  
   — *persicaria* 77  
   — *viviparum* 273  
*Polylepis* 280  
*Polypodium* 110  
   — *vulgare* 54  
*Polysiphonia* 290  
   — *nigrescens* 296  
   — *urceolata* 293  
   — *violacea* 295, 296  
*Polystachya* 109  
*Polystichum aculeatum* 208  
   — *lonchitis* 267, 267  
*Polytrichum commune* 242, 242  
   — *sexangulare* 273, 275  
   — *strictum* 246, 248  
*Pontederia cordata* 109  
*Pontosphaera huxleyi* 284  
*Populus* 35, 204, 206, 238  
   — *balsamifera* 238  
   — *canadensis* 231  
   — *deltoides* 174  
   — *diversifolia* 157  
   — *maximowiczii* 229  
   — *nigra* 155, 212, 213  
   — *pruinosa* 157  
   — *suaveolens* 229  
   — *tremula* 165, 168, 209, 227, 238  
   — *tremuloides* 238  
*Porphyra* 290, 295  
   — *laciniata* 293  
   — *umbilicalis* 292  
*Potamogeton* 15, 37, 110, 148  
   — *acutifolius* 225  
   — *alpinus* 226  
   — *filiformis* 298  
   — *lucens* 222, 225  
   — *pectinatus* 298  
*Potentilla acaulis* 171  
   — *alba* 165, 209, 212  
   — *arenaria* 216  
   — *aurea* 272, 274  
   — *caulescens* 275  
   — *heptaphylla* 165  
   — *opaca* 165  
   — *palustris* 225  
*Poterium spinosum* 180, 188, 189  
*Pothos* 100  
*Pouretia gigantea* 280  
*Prasiola stipitata* 293  
*Prenanthes alba* 230



— *purpurea* 206  
*Primula auricula* 275  
— *elatior* 227  
— *farinosa* 19, 20, 220  
— *minima* 275  
— *veris* 165  
Primulaceae 87  
*Prorocentrum micans* 283  
*Protea* 88, 192  
— *cynaroides* 191  
Proteaceae 88, 192  
*Prunus fruticosa* 212  
— *ilicifolia* 189  
— *laurocerasus* 195  
— *padus* 213  
— *spinosa* 165, 211  
*Pseudorchis albida* 218  
*Pseudotsuga menziesii* 230  
*Psilotum nudum* 180  
*Ptelea trifoliata* 33, 35  
*Pteridium* 135  
— *aquilinum* 15, 15, 183, 211  
Pteridophyta 13  
*Pterocarpus* 35  
*Pterocarya* 64, 67  
— *fraxinifolia* 195  
*Ptilium crista-castrensis* 242, 242  
*Pueraria* 227  
*Pulmonaria angustifolia* 212  
— *obscura* 165  
— *officinalis* 165, 208, 209, 210, 213  
*Pulsatilla alpina* 41  
— *flavescens* 169, 169  
— *patens* 165, 166, 216, 241, 245  
— *pratensis* 216  
— *sulphurea* 41  
— *turczaninowii* 171, 173  
— *vernalis* 274  
— *vulgaris* 31, 215, 215  
*Puya* 129, 131, 190  
— *raimondii* 278, 280  
*Pycnophyllum* 279  
*Pylaiella* 291  
*Pyracantha coccinea* 184  
*Pyrola* 242, 262  
— *incarnata* 169, 169  
Pyrolaceae 33  
Pyrrophyta 13, 284  
*Pyrus communis* 211  
— *pyraster* 211  
— *ussuriensis* 227  
  
*Quercus* 67, 111, 180, 188, 204, 206, 211, 229  
— *acuta* 197  
— *aegilops* 183  
— *calliprinos* 183  
— *cerris* 205  
— *coccifera* 184, 186  
— *ilex* 181, 181, 184  
— *kelloggii* 229  
— *lusitanica* 183  
— *macrocarpa* 174, 175, 231  
— *macrolepis* 183  
— *mongolica* 228  
— *petraea* 183, 204, 209  
— *pubescens* 205, 211, 212  
— *robur* 165, 203, 204, 209, 213, 233  
— *rubra* 231, 231  
— *suber* 182, 185  
— *velutina* 231

— *virginiana* 126  
*Quillaja saponaria* 190, 190  
  
*Rafflesia* 100  
— *arnoldii* 100, 102  
Rafflesiaceae 33  
*Ralfsia* 291  
*Ramischia secunda* 242  
*Ramonda* 180  
Ranunculaceae 87  
*Ranunculus* 155  
— *aconitifolius* 269  
— — var. *platanifolius* 208, 268  
— *alpestris* 41, 272, 273  
— *fluitans* 222, 226  
— *glacialis* 41, 276  
— *oxyspermus* 167  
— *platanifolius* 208, 213, 268  
— *polyanthemus* 165  
— *sulphureus* 256  
*Raphia* 109  
*Raphidophora* 100  
*Rapistrum perenne* 37  
*Reaumuria songarica* 154, 154  
*Reseda* 147  
*Restio* 192  
Restionaceae 191  
*Retama* 194  
*Rhacomitrium* 257  
— *lanuginosum* 254, 256  
*Rhamnus* 204, 227, 228  
— *alaternus* 184, 186  
— *crocea* 189  
— *dahurica* 229  
*Rhaponticum uniflorum* 172, 173  
*Rheum nanum* 154, 154  
*Rhipsalis* 102  
— *cassutha* 105  
*Rhizocarpon geographicum* 275, 276  
*Rhizophora* 114, 115  
— *apiculata* 113  
— *mangle* 113, 113  
— *mucronata* 113  
— *racemosa* 113  
Rhizophoraceae 115  
*Rhizosolenia* 283  
*Rhodiola rosea* 274, 275  
*Rhododendron* 111, 195, 230, 232, 262, 267  
— *arboreum* 268  
— *catawbiense* 263  
— *caucasicum* 266, 267, 268  
— *dahuricum* 168, 169, 228  
— *ferrugineum* 41, 266, 267  
— *grande* 268  
— *hirsutum* 41, 266, 267  
— *kotschy* 266, 267, 268  
— *lapponicum* 266  
— *luteum* 262, 266  
— *maximum* 263  
— *parviflorum* 245  
— *parvifolium* 245  
— *ponticum* 195, 196, 266  
Rhodophyta 13, 289, 290  
*Rhodymenia* 295  
— *palmata* 290, 292  
*Rhus* 149, 192, 232  
*Rhynchospora* 219  
— *alba* 224  
*Rhytidadelphys triquetrus* 242, 242  
*Ribes nigrum* 214

*Rivularia* 293  
*Rosa* 209  
— *acicularis* 169, 245  
Rosaceae 87  
*Rosmarinus officinalis* 186, 187  
*Roupala* 132  
— *complicata* 121  
*Royena* 149  
Rubiaceae 95, 195  
*Rubus* 211  
— *arcticus* 254, 255  
— *chamaemorus* 66, 247, 255  
*Rumex acetosa* 55  
— *alpinus* 81, 268, 270  
— *obtusifolius* 80  
*Ruppia maritima* 291  
*Ruscus hypoglossum* 195  
Rutaceae 135  
  
*Sacaranda echinata* 33  
*Saccharum spontaneum* 157  
*Sagittaria sagittifolia* 37  
*Salicornia* 40, 148  
— *europaea* 40, 44, 293  
— *herbacea* 156  
*Salix* 35, 55, 174, 204, 212, 227, 230, 232, 238  
— *acmophylla* 157  
— *acuminata* 155  
— *arbuscula* 255  
— *aurita* 214  
— *cineea* 214  
— *eleagnos* 213  
— *fragilis* 213  
— *herbacea* 272, 275  
— *humboldtiana* 108  
— *lapponum* 255  
— *nigricans* 213  
— *pentandra* 220  
— *polaris* 256, 257  
— *reticulata* 254  
— *retusa* 270, 271  
*Salsola* 147, 148, 156  
— *kali* 37, 40  
— *pestifera* 37  
*Salvadora persica* 130  
Salvadoraceae 130  
*Salvia* 109, 189  
— *glutinosa* 49  
— *nutans* 165  
— *officinalis* 187  
— *pratensis* 165, 215  
*Salvinia* 110  
— *natans* 225  
*Sambucus* 48, 204  
*Sanchezia* 100  
*Sanguisorba officinalis* 169  
*Sanicula* 230  
*Sansevieria* 87, 160  
— *cylindrica* 130  
*Santolina chamaecyparissus* 183  
Sapindaceae 98  
*Sapium* 111  
Sapotaceae 62, 98, 107, 190  
*Sarcocaulon* 149, 160  
— *multifidum* 150  
*Sargassum* 291  
*Sarothamnus* 211  
*Sarracenia purpurea* 247, 248  
Sarraceniaceae 33  
*Saussurea* 228



— *alpina* 255  
*Saxifraga aizoides* 273  
 — *bryoides* 66  
 — *caesia* 272, 273, 275  
 — *caespitosa* 257  
 — *cotyledon* 275  
 — *hirculus* 256  
 — *nivalis* 66, 254, 257  
 — *oppositifolia* 66  
 — *paniculata* 272, 273, 275  
*Sceletonema* 283  
*Schefflera* 276  
*Scheuchzeria palustris* 28, 221, 224, 246, 247  
*Schizachyrium* 126  
*Schizandra* 227  
 — *chinensis* 226, 229  
*Schleichera trijuga* 123  
*Schoenoplectus lacustris* 222, 225  
*Schoenus ferrugineus* 220  
*Sciadopitys* 64, 67  
 — *verticillata* 196, 197  
*Scilla* 184  
 — *cernua* 165  
 — *sibirica* 165  
*Scindapsus* 100  
*Sclerosperma* 109  
*Scorpidium scorpioides* 246  
*Scorzonera* 35, 155  
*Seidlitzia* 156  
*Selaginella* 66, 95, 100, 144, 277, 289  
 — *selaginoides* 270, 271  
*Semele* 194  
*Sempervivum arachnoideum* 274, 275  
 — *soboliferum* 273  
*Senecio* 35, 146  
 — *brassica* 279  
 — *campester* 165  
 — *cineraria* 183, 189  
 — *congestus* 34, 36, 36  
 — *keniodendron* 278, 279  
 — *nemorensis* 268  
 — *rivularis* 225  
 — *vernalis* 33, 36  
*Sequoia* 17, 63, 64, 67  
 — *gigantea* 18  
 — *sempervirens* 18, 196, 197  
*Sequoiadendron giganteum* 18, 194, 196, 198  
*Serapias lingua* 183, 184, 186  
*Serratula tinctoria* 211  
*Sesleria coerulea* 273  
 — *disticha* 274  
 — *varia* 273  
*Sesseli annuum* 216  
 — *hippomarathrum* 216  
*Setaria* 126  
*Setcreasea* 100  
*Shorea* 110  
*Sibbaldia procumbens* 275  
*Sideritis* 187  
*Sigesbeckia orientalis* 49  
*Silaum silaus* 216  
*Silaus pratensis* 216  
*Silene* 188  
 — *acaulis* 257  
 — *nutans* 227  
 — *vulgaris* var. *humilis* 41  
*Siphonophyceae* 289  
*Sisymbrium altissimum* 82  
 — *irio* 82  
 — *loeselii* 82, 82

*Sisyrinchium* 190  
*Smilax* 194  
 — *aspera* 182  
 — *excelsa* 195  
*Smirnovia turkestanica* 156  
*Solanum dulcamara* 214  
*Soldanella pusilla* 275  
*Solidago latifolia* 230  
*Sonneratia* 115  
 — *alba* 113  
*Sorbus aucuparia* 48, 165, 258  
 — — var. *alpestris* 267  
 — *intermedia* 19  
 — *tormalis* 203, 211  
*Sorghastrum nutans* 172  
*Sparmannia africana* 192  
*Spartina pectinata* 172  
*Spartium junceum* 180  
*Sphacelaria* 291  
*Sphagnum* 220, 243, 246, 277, 278  
 — *cuspidatum* 221, 246  
 — *fuscum* 222, 246, 247  
 — *magellanicum* 246, 247  
 — *medium* 222  
 — *recurvum* 214, 246, 247  
*Spiraea aquilegifolia* 168  
 — *media* 212  
*Spirodela* 225  
*Spondias lutea* 131  
*Sporobolus heterolepis* 172  
*Stachys grandiflora* 269  
*Stapelia* 149  
 — *ambigua* 150  
*Stellaria alsine* 214, 225  
 — *holostea* 209  
 — *media* 16, 77  
 — *nemorum* 213  
*Stellera chamaejasme* 170, 173  
*Sterculiaceae* 98, 195  
*Stereocaulon* 256  
*Sternbergia lutea* 184  
*Stipa brachychaeta* 176  
 — *capillata* 166, 167, 171  
 — *ichu* 279  
 — *joannis* 216  
 — *juncea* 187  
 — *krylovii* 170  
 — *lessingiana* 167  
 — *neesiana* 176  
 — *papposa* 176  
 — *pennata* 166  
 — *spartea* 172  
 — *stenophylla* 216  
 — *tenacissima* 187  
 — *tortilis* 187  
 — *trichotoma* 176  
*Stratiotes aloides* 225  
*Streptotheca* 283  
*Strophanthus* 35  
 — *hispidus* 33  
*Strychnos* 107  
 — *nux-vomica* 124  
*Styrax japonica* 229  
*Suaeda* 148, 156  
 — *maritima* 40  
*Swartzia* 107  
*Swertia perennis* 270, 271  
*Swietenia* 98  
 — *macrophylla* 107  
 — *mahagoni* 107

*Symplocos* 197  
*Syngonium* 100  
*Syringa* 227  
 — *amurensis* 229  
*Syzygium aromaticum* 110  
  
*Tamaricaceae* 145, 156  
*Tamarix* 145, 148, 183  
 — *articulata* 148  
*Tamus communis* 195  
*Tanacetum bipinnatum* 255  
 — *sibiricum* 172  
 — *vulgarè* 80  
*Taraxacum officinale* 32, 35  
*Tavaresia grandiflora* 134, 134  
*Taxodiaceae* 193  
*Taxodium* 17, 63, 67  
 — *distichum* 196, 197  
*Taxus* 67, 204, 206  
 — *baccata* 48, 205, 207  
 — *cuspidata* 228  
*Tectona grandis* 123, 123  
 — *hamiltoniana* 123  
*Telekia speciosa* 268  
*Tephrocactus floccosus* 278, 279  
 — *lagopus* 279  
 — *pentlandii* 279  
*Terminalia* 33  
 — *bialata* 33  
 — *chebula* 124  
 — *obovata* 124  
 — *tomentosa* 123, 124  
*Tessaria integrifolia* 108  
*Teucrium chamaedrys* 215  
 — *montanum* 215  
 — *polium* 184  
 — *scorodonia* 211  
*Thalassia testudinum* 291  
*Thalictrum* 66  
 — *aquilegifolium* 208  
 — *minus* 169  
*Thea sinensis* 193, 195, 196  
*Theaceae* 193  
*Thelypteris palustris* 214, 222, 225  
 — *pheopteris* 242  
*Theobroma cacao* 99, 108, 112  
*Thermopsis lanceolata* 171, 173  
*Thlaspi* 216  
 — *alpestre* 218  
 — *arvense* 77, 218  
*Thymelaeaceae* 170  
*Tieghemella heckelii* 98  
*Tilia* 55, 67, 204, 206  
 — *americana* 174, 175  
 — *amurensis* 228, 229  
 — *cordata* 165, 203, 204, 207, 208  
 — *platyphyllos* 54, 204, 208  
 — *taquetii* 228  
*Tillandsia* 158, 158, 160  
 — *usneoides* 131, 131, 197  
*Tofieldia calyculata* 220, 221, 270, 271  
*Tomenthypnum nitens* 254, 256  
*Torilis nodosa* 48  
*Tradescantia* 100  
*Tragopogon* 35  
 — *pratensis* 33, 77, 165, 217, 218  
*Trapa* 110  
 — *natans* 225  
*Trema* 111  
*Trichilia* 111



- Trichodesmium* 284  
 — *erythraeum* 284  
*Trichomanes* 102  
*Trichophorum caespitosum* 219, 219  
*Trientalis europaea* 241, 242  
*Trifolium badium* 264  
 — *lupinaster* 227  
 — *montanum* 165  
 — *repens* 218  
 — *subterraneum* 187  
*Trillium* 230  
*Trisetum* 218  
 — *flavescens* 269  
 — *pratense* 269  
*Tristania* 134  
*Trollius asiaticus* 169, 169  
 — *europaeus* 217, 218  
 — *ledebourii* 228  
 — *macropetalus* 228  
*Tropaeolaceae* 87  
*Tropaeolum* 190  
*Tsuga* 67  
 — *canadensis* 229, 231  
 — *mertensiana* 263  
*Tulipa* 155  
 — *biebersteiniana* 167  
 — *schrenkii* 167  
 — *sylvestris* 187  
*Typha* 109, 148, 225  
 — *elephantina* 157  
 — *pallida* 157  
  
*Ulex europaeus* 219  
*Ulmus* 35, 67, 204, 206  
 — *americana* 174  
 — *campestris* 211, 213  
 — *densa* 195  
 — *fulva* 174  
 — *glabra* 54, 262  
 — *japonica* 229  
 — *laevis* 203, 213, 229  
 — *minor* 33, 165  
 — *propinqua* 228  
 — *scabra* 262  
 — *suberosa* 33, 165  
*Ulothrix* 289  
 — *pseudoflacca* 293, 294  
 — *zonata* 296  
*Ulva lactuca* 289, 293, 294  
*Umbelliferae* 86  
  
*Undaria* 295  
*Uniola latifolia* 230  
*Urginea maritima* 183  
*Urospermum dalechampsii* 184  
*Urtica dioica* 16, 80, 213, 270  
 — *urens* 16, 81  
*Urticaceae* 195, 198  
*Usnea* 277  
 — *barbata* 262  
*Utricularia* 148, 192  
  
*Vaccinium* 111, 263  
 — *arctostaphylos* 195, 262  
 — *myrtilus* 207, 219, 221, 242, 246, 262, 267  
 — *oxycoccus* 28, 221, 245  
 — *uliginosum* 28, 214, 221, 243, 245, 246, 247, 255, 267  
 — *vitis-idaea* 219, 221, 222, 241, 242, 246, 246, 255, 267  
*Valeriana tuberosa* 167  
*Valerianaceae* 35  
*Vanilla* 100  
 — *planifolia* 103  
*Vatica* 110  
*Veratrum* 228  
 — *album* 269, 270  
 — *nigrum* 166  
*Verbascum* 180  
 — *phoeniceum* 216  
*Verbenaceae* 115  
*Veronica beccabunga* 226  
 — *chamaedrys* 165  
 — *incana* 171, 173  
 — *longifolia* 213  
 — *persica* 78, 82  
 — *prostrata* 165  
*Verrucaria maura* 293  
*Viburnum* 204  
 — *lantana* 43, 211  
 — *opulus* 213  
 — *tinus* 181, 182, 184  
*Vicia sylvatica* 208  
*Victoria amazonica* 109, 111  
*Viola* 230  
 — *arenaria* 165  
 — *biflora* 270, 271  
 — *calcarata* 269  
 — *epipsila* 214  
 — *hirta* 165  
 — *mirabilis* 165  
  
 — *uliginosa* 214  
*Viscum* 48  
 — *album* 47  
*Visnea* 194  
*Vitex agnus-castus* 183  
*Vitis* 232  
 — *amurensis* 229  
 — *sylvestris* 213  
 — *vinifera* 180  
*Vittaria* 109  
*Vriesea splendens* 105  
  
*Weinmannia* 198  
*Welwitschia mirabilis* 16, 16, 18, 44, 160  
*Welwitschiaceae* 160  
*Werneria* 279  
*Wisteria frutescens* 232  
*Wolffia* 109, 110  
 — *arrhiza* 47, 49, 50  
*Wolffiella* 110  
  
*Xanthium albinum* 48  
 — *strumarium* 80, 81  
*Xanthophyta* 13  
*Xanthorrhoea* 16, 88, 135, 192  
*Xylia xylocarpa* 124  
*Xylocarpus granatum* 113, 115  
  
*Yucca* 46, 87, 153  
 — *brevifolia* 46, 152  
 — *elata* 152  
 — *filamentosa* 46  
 — *whipplei* 189  
  
*Zannichellia palustris* 291  
*Zanonia* 34  
*Zebrina* 100  
 — *pendula* 101  
*Zelkova* 64  
 — *carpinifolia* 195  
*Zingiberaceae* 95, 193  
*Zizyphus* 148  
 — *joazeiro* 131  
 — *jujuba* 123  
*Zostera marina* 291, 294  
 — *noltei* 291  
*Zygophyllaceae* 145, 147  
*Zygophyllum* 145, 148, 149  
 — *album* 148  
 — *xanthoxylon* 154, 157



# Оглавление т. 2



- |     |   |     |   |
|-----|---|-----|---|
| 141 | Зона полупустынь и пустынь                          | 193 | Влажные и лавровые леса умеренно теплых областей                              |
| 146 | Пустыня Сахара                                      | 194 | Лавровый лес Канарских островов   |
| 148 | Южноафриканская область пустынь                     | 195 | Леса Колхиды  |
| 151 | Североамериканская пустыня Сонора                   |     | Область восточноазиатских лавровых лесов                                      |
| 153 | Пустыни и полупустыни Азии                          | 197 | Влажные леса восточных районов Северной Америки                               |
| 157 | Прибрежные пустыни                                  |     | Калифорнийские леса из мамонтовых деревьев                                    |
| 161 | Зона степей   | 198 | Южноамериканские влажные леса   |
| 164 | От лесостепи к безлесности настоящих степей         |     | Влажные леса Австралии, Тасмании и Новой Зеландии                             |
| 165 | Восточноевропейские степи                           | 199 | Зона летнезеленых лиственных лесов  |
| 168 | Центральноазиатские степи                           | 202 | Европейские летнезеленые лиственные леса                                      |
| 172 | Североамериканские прерии                           | 214 | Растительные сообщества, замещающие летнезеленые лиственные леса              |
| 174 | Южноамериканская пампа                              | 218 | Кустарничковые пустоши  |
| 177 | Сообщества склерофилов в областях с зимними дождями | 219 | Болота зоны летнезеленых лиственных лесов                                     |
| 180 | Растительность Средиземноморской области            | 222 | Водоемы со стоячей водой и их зарастание в зоне летнезеленых лиственных лесов |
| 188 | Калифорнийские сообщества склерофилов               | 225 | Водоемы с проточной водой в зоне летнезеленых лиственных лесов                |
| 189 | Чилийская область жестколистных растений            | 226 | Березовые леса Средней Сибири   |
| 191 | Растительность Капской области                      | 227 | Восточноазиатские летнезеленые леса   |
| 192 | Австралийская область жестколистных растений        | 229 | Североамериканские летнезеленые лиственные леса                               |
|     |   | 233 | Зона бореальных хвойных лесов   |
|     |   | 238 | Растительность бореальных хвойных лесов                                       |
|     |   | 245 | Растительность болот зоны бореальных хвойных лесов                            |
|     |   | 249 | Арктическая зона тундр  |
|     |   | 250 | Растительность арктической тундры   |
|     |   | 258 | Растительность высокогорий  |
|     |   | 261 | Растительность высокогорий средних широт                                      |
|     |   | 276 | Растительность высокогорий тропиков   |
|     |   | 281 | Растительный мир моря   |
|     |   | 282 | Подвижный мир планктона   |
|     |   | 289 | Растительный мир бентоса  |
|     |   | 295 | Солоноватые воды и их флора   |
|     |   | 299 | Литература  |
|     |   | 300 | Указатель русских названий растений   |
|     |   | 309 | Указатель латинских названий растений   |